

ANATOMISCHE HEFTE.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

42. BAND (126., 127., 128. HEFT).

ANATOMISCHE HEFTE.

BEITRÄGE UND REFERATE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL

UND

R. BONNET

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN.

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN BONN.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

42. BAND (126., 127., 128. HEFT).

MIT 23 TAFELN UND 85 FIGUREN IM TEXTE.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1911.



Nachdruck verboten.

Übersetzungsrecht in alle Sprachen vorbehalten.



Inhalt.

	Seite
126. Heft (ausgegeben im Oktober 1910).	
Yrjö Kajava, Die kurzen Muskeln und die langen Beugemuskeln der Säugetierhand. I. Monotremata und Marsupialia. Vergleichend-anatomische Untersuchungen. Mit 5 Textfiguren und 16 Figuren auf den Tafeln 1/4	1
Ernst Gräfenberg, Die Muskulatur in Extremitätenmissbildungen. Mit 17 Abbildungen im Text	195
T. A. Lämsimäki, Über die Anordnung der Fibrillenbündel in den quergestreiften Muskeln einiger Fische. Mit 17 Textfiguren und 12 Figuren auf Tafel 5	251
Berichtigung zu Rubaschkins Arbeit	280
127. Heft (ausgegeben im Dezember 1910).	
Fritz Wassermann, Über den makro- und mikrochemischen Eisennachweis im Dotter des Hühnereies. Mit 2 Textfiguren und 3 Figuren auf der Tafel 6	281
E. Gaupp, Säugerpterygoid und Echidnapterygoid nebst Bemerkungen über das Säuger-Palatinum und den Processus basipterygoideus. Mit 41 Textfiguren	311
J. Sobotta und G. Burckhard, Reifung und Befruchtung des Eies der weissen Ratte. Mit 31 Abbildungen auf den Tafeln 7/10	433
128. Heft (ausgegeben im März 1911).	
Karl Skoda, Über die Bedeutung der Tubendivertikel (Luftsäcke) bei den Equiden. Mit 3 Textfiguren und 7 Figuren auf Tafel 11/12	499
A. Linck, Beitrag zur Kenntnis der menschlichen Chorda dorsalis im Hals- und Kopfskelet, ihrer Entwicklung in der ersten Hälfte des Fötallebens und ihrer Beziehungen zur Anatomie des Nasenrachenraumes und zur Geschwulstbildung an der Schädelbasis. Eine entwicklungsgeschichtliche Studie. Mit 17 Abbildungen auf den Tafeln 13/16	605
Otto Dragendorff, Über die Formen der Abzweigungsstellen von Arterien bei den Wirbeltieren. Mit 38 Abbildungen auf Tafel 17/23	737

18783

DIE
KURZEN MUSKELN UND DIE LANGEN BEUGE-
MUSKELN DER SÄUGETIERHAND.

I.
MONOTREMATA UND MARSUPIALIA.

VERGLEICHEND-ANATOMISCHE UNTERSUCHUNGEN

VON

YRJÖ KAJAVA.

Mit 5 Textfiguren und 16 Figuren auf den Tafeln 1/4.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	7
I. Monotremata:	
A. Untersuchungsprotokolle:	
Echidna	14
Ornithorhynchus	28
B. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse für die Monotremen	43
II. Marsupialia:	
A. Untersuchungsprotokolle:	
Didelphys	53
Thylacinus	73
Dasyurus	82
Myrmecobius	93
Perameles	101
Phascolarctos	110
Phalanger	126
Macropus	136
B. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse für die Marsupialier	148
Schlussfolgerungen	181
Literaturverzeichnis	187
Erklärung der Abbildungen auf den Tafeln 1/4, sowie der Figuren 6, 7, 19, 20 und 21 im Text	190

Die Untersuchungen, deren erster Teil hiermit veröffentlicht wird, wurden im Museum für Naturkunde in Berlin unter Leitung des Herrn Professor Dr. Hj. Grönroos ausgeführt, dem ich für das gütige Interesse, das er der Arbeit entgegengebracht hat, sowie für seine Ratschläge und seine wertvolle Unterstützung bei der Abfassung derselben zu tiefstem Dank verpflichtet bin.

Es sei mir ferner an dieser Stelle gestattet, dem Direktor des genannten Museums, Herrn Professor Dr. A. Brauer und dem Custos desselben Museums, Herrn Professor P. Matschie, welche mir sowohl Arbeitsplatz im Museum zur Verfügung gestellt als auch das reichliche Material desselben freigiebig zur Bearbeitung überlassen haben, meine innigste Dankbarkeit zu bezeugen.

Herrn Professor Dr. A. Voeltzkow, der mein Untersuchungsmaterial mit madagaskarischen Tierarten, namentlich Halbaffen, ergänzt hat, und Herrn Professor Dr. P. Martin, welcher Material aus den Sammlungen des veterinäranatomischen Instituts der Universität Giessen zu meiner Verfügung gestellt hat, spreche ich ebenfalls meinen tiefgefühlten Dank aus.

Helsingfors im Mai 1910.

Der Verfasser.

Einleitung.

Die vorderen Extremitäten und besonders ihre distalen Enden, die Hände, sind bei den verschiedenen Vertretern der Säugetiere einer so mannigfachen Anpassung unterworfen, dass man etwas Ähnliches kaum an irgend einem anderen Organe wiederfindet. Die genannten Extremitäten, welche bei den niederen Wirbeltieren, Fischen, Amphibien und Reptilien, ganz einfach im Dienste einer verhältnismässig primitiven Lokomotion ihre hauptsächlichste oder ausschliessliche Verwendung finden, werden bei den Säugern allgemeiner auch zu manchen anderen Zwecken gebraucht, wobei sie immer eine zweckentsprechende Form annehmen. Infolgedessen kann schon die äussere Form der Hand unter den Säugetieren in sehr weiten Grenzen wechseln. Man denke sich nur neben der gewöhnlichen fünffingerigen Hand, wie wir sie bei manchen Landtieren finden, die eigentümliche mit wenigen Fingern versehene Greifhand der Faultiere, die Grabhand des Maulwurfs, die mit Flughaut versehene Hand der Fledermaus, die aus einem einzigen vollständig entwickelten Finger bestehende Hand des Pferdes, die eigentümliche Flosshand der Wassertiere und die mit sehr beweglichen Fingern versehene Hand der Affen und des Menschen. Aber auch der innere anatomische Bau und nicht am wenigsten die Muskulatur der in Rede stehenden Körperteile zeigt unter den verschiedenen Säugern sehr weitgehende Abweichungen.

Man muss wohl annehmen, dass ebenso wie die verschiedenen Arten der Säugetiere untereinander in gewissem genetischen Zusammenhang stehen und ihre Organisation von tiefstehenden einfachen Urformen entwickelt haben, auch ihre Muskulatur sich von einem weniger entwickelten, gemeinsamen Urtypus herleiten lasse, und dass die verschiedenen Verhältnisse, unter welchen die betreffenden Tiere ihre Entwicklung durchgemacht und die speziellen Zwecke, denen sie sich angepasst haben, die Veränderungen an den fraglichen Organen hervorgerufen haben.

Zur Erklärung der phylogenetischen Entwicklung der betreffenden Muskeln ist deshalb eine Untersuchung derselben an Vertretern der verschiedenen Ordnungen und möglichst vieler Familien der Säugetiere erforderlich, denn die recenten Tierformen, sogar die tieferstehenden, stellen keine Urform mehr dar; sondern jede von ihnen hat ihre verschieden weit gediehene Entwicklung hinter sich, welche ihre Organe mehr oder weniger tiefgreifend für spezielle Zwecke umgestaltet hat. Erst aus einer Zusammenstellung der an einem möglichst reichhaltigen Material erzielten Untersuchungsergebnisse lässt sich über den in Frage stehenden Entwicklungsgang ein Urteil gewinnen.

Die fraglichen Muskeln sind schon oftmals Gegenstand vergleichend-anatomischer Untersuchung gewesen. Die bisherigen Bearbeiter dieses Gebietes haben jedoch ihre Angaben sowie ihre Auffassung meistens auf ein verhältnismässig beschränktes Untersuchungsmaterial gestützt, indem sie häufig nur recht wenige Vertreter entweder ganz bestimmter Säugetierfamilien und -Ordnungen, oder — wie Mc. Murrich (31, 32) und Ribbing (37) — zwar auch solche anderer Vertebratenklassen untersucht haben. Man hat aber meines Wissens über die Handmuskeln keine vergleichenden Untersuchungen ausgeführt, die alle Ordnungen der Säugetiere umfasst hätten.

Deshalb fand ich eine neue vergleichend-anatomische Bearbeitung der betreffenden Muskeln an einem reichhaltigeren und möglichst vielseitigen Säugetiermaterial nicht nur berechtigt sondern auch wegen der in einigen hierhergehörigen Punkten sogar in der menschlichen Anatomie noch waltenden grossen Unklarheit geradezu erforderlich. Meine Untersuchungen, wovon die vorliegende Arbeit den ersten Teil bildet, zielen also dahin, die kurzen Muskeln der Hand und die für die Bewegungen der Hand bestimmten Muskeln der Volarseite des Unterarms in den verschiedenen Ordnungen der Säugetiere möglichst genau zu studieren und auf Grund der erforschten Tatsachen zu einer Erklärung ihrer Entwicklung in gewissen Fällen, besonders beim Menschen, zu gelangen. Darum habe ich Vertreter jeder verschiedenen Ordnung der Säuger zu meiner Untersuchung ausgewählt und soweit es mir möglich war, alle in dieser Hinsicht verschiedenen Formen einer näheren Prüfung unterworfen. Dabei ist innerhalb jeder Ordnung eine grössere Anzahl Arten sofern sie auf irgendeine Weise das Verständnis der Muskulatur des Menschen erleichtern können, untersucht worden. So wurde den Beuteltieren, Halbaffen und Affen eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet.

Meine Absicht war erst nur die kurzen Muskeln der Hand zu untersuchen, bald bemerkte ich aber, dass dieselben zu den langen Flaxoren so innige Beziehungen darbieten, dass es überhaupt nicht möglich ist, ihre Morphologie getrennt zu behandeln, weshalb ich auch die volaren Muskeln des Unterarms einer Untersuchung unterwarf, obwohl die grösste Aufmerksamkeit immer auf die kurzen Muskeln gerichtet war.

Ausser der Muskulatur ist auch die äussere Form der Hand und die Anwendung derselben, soweit als möglich beachtet worden¹⁾ Denn es ist einleuchtend, dass die physiologischen

¹⁾ Die Lebensweise der verschiedenen Tiere ist hauptsächlich nach Arbeiten von Brehm (7), Böving-Petersen u. Dreyer (11) und Weber (41) geschildert.

Momente bei der Entwicklung der Muskulatur keine untergeordnete Rolle spielen, und man kann eine erstaunenswerte Ähnlichkeit der betreffenden Muskeln gewisser einander fernstehender Arten, welche von ihren vorderen Extremitäten ungefähr gleichen Gebrauch machen, antreffen. (Vergleiche z. B. die Handmuskeln und die Hände im allgemeinen bei *Lysiurus*¹⁾ und *Echidna*!)

In folgender Darstellung werden teilweise Namen, die von der Hisschen Nomenklatur etwas abweichend sind, angewendet. Diese Freiheit habe ich mir auf Grund der Resultate der vergleichenden Untersuchungen genommen, teils wegen der genetischen Zusammengehörigkeit der verschiedenen Muskeln, teils deshalb, dass einige bisher als getrennte Köpfe eines Muskels aufgefasste Muskelportionen bei manchen Tieren als getrennte Muskeln vorkommen und auch in der menschlichen Anatomie getrennt behandelt werden können, und schliesslich noch wegen der Klarheit der Darstellung.

Dies trifft erst die langen Fingerbeuger, welche von mir als *Mm. flexor digitorum longus*

{	sublimis	zusammengefasst
{	profundus	

 werden²⁾. Da sich diese langen Fingerbeuger bei manchen Tieren erst weiter distalwärts voneinander abtrennen und also oft einen langen, gemeinsamen Ursprungsteil besitzen, so ist es wohl richtiger, den hier in Betracht kommenden gemeinsamen Ursprung als *M. flexor digitorum longus* und die beiden distalen Abspaltungen desselben als *M. flexor digitorum longus sublimis* und *M. flexor digitorum longus profundus* zu bezeichnen, und nicht, wie bisher meist geschehen ist, den gemeinsamen Ursprungsteil direkt als *M. flexor digitorum*

¹⁾ Die Muskulatur des *Lysiurus* wird erst bei den Edentaten geschildert.

²⁾ Bei den Monotremen, wo längs der Mitte des Unterarms ein einziger Muskel verläuft, der wahrscheinlich die Elemente des *M. palm. long.* und die der beiden langen Fingerbeuger der höheren Säuger enthält, wird dieser undifferenzierte Muskel *M. flexor digitorum communis* genannt.

profundus aufzufassen. Der auf diese Weise etwas verlängerte Name der langen Fingerbeuger scheint mir ausser dem oben Gesagten noch deshalb berechtigt zu sein, weil man an der Hand der Säugetiere ausser den „langen“ noch zwei „kurze“ Beugemuskeln, einen oberflächlichen und einen tiefen, antrifft.

Ausser diesen Muskeln erhält noch der kurze Daumenbeuger von der üblichen Nomenklatur abweichende Namen. Die Untersuchungen, teils früherer Forscher, teils meine eigenen, haben ergeben, dass der kurze Daumenbeuger aus zwei Schichten, einer oberflächlichen und einer tiefen besteht, und dass die tiefe noch in zwei Endzipfel, einen radialen und einen ulnaren zerfallen kann. Deshalb werde ich überall bei den Tieren, sowie auch beim Menschen, diese verschiedenen Portionen — insoweit sie überhaupt vorkommen — nicht als verschiedene Köpfe direkt unter den Namen *M. flexor pollicis brevis* zusammenführen, weil sie, wie aus späteren Darstellungen hervorgehen wird, genetisch nicht gleichwertig sind; vielmehr werde ich die oberflächliche und die tiefe Schicht jede für sich als getrennte Muskelindividuen *M. flexor pollicis brevis sublimis* und *M. flexor pollicis brevis profundus* beschreiben und nur für die zwei Insertionszipfel des tiefen Flexors, wegen des in der Regel bestehenden Zusammenhanges ihrer Ursprünge die Namen *Caput radiale* und *Caput ulnare* gebrauchen, obwohl auch diese streng genommen als getrennte Muskelindividuen aufgefasst werden können.

Die tiefen Muskeln der Vola werden hier, wie es auch seitens mancher anderen Autoren geschehen ist, *Mm. flexores breves profundi* genannt. Die diesen Muskeln ebenfalls oft gegebene Bezeichnung *Mm. interossei volares* sollte bei niederen Säugern nicht angewendet werden, denn dieselben entsprechen nicht den Zwischenknochenmuskeln der höheren Wirbeltiere und sind auch nicht mit den *Mm. interossei volares* des Menschen identisch, sondern lassen, wie später genauer auseinanderge-

setzt wird, aus sich durch verschiedenartige Lageveränderung sowohl die *Mm. interossei volares* als *Mm. interossei dorsales* der höheren Säuger hervorgehen und bilden ausserdem den *M. flexor pollicis brevis profundus* und die tieferen Fasern des *M. oppon. dig. V.*

Bei den Marsupialiern und bei einigen anderen niederen Säugetieren werden ganz allgemein einige kleine Muskeln, auf der Dorsalseite der Hand *Mm. interossei dorsales* genannt. Auch dieser Name ist deswegen verwerflich, weil die betreffenden Muskeln den gleichnamigen Muskeln der höheren Säugetiere und speziell des Menschen nicht entsprechen. Die besagten Muskeln, die auch bei den Edentaten vorkommen, sind bei diesen Tieren von Humphry (20) (1870, S. 48) und Macalister (27) (1875, S. 506) *Mm. extensores digitorum breves* genannt, und dieser Name wird auch oft für dieselben, anomalerweise beim Menschen vorkommenden Muskeln angewendet. Man trifft aber beim Menschen, teils normal teils als Varietäten, ausser diesen, von den *Interossei* herstammenden kurzen Extensoren, Muskeln, die ihren Ursprung von den langen Extensoren herleiten, und die ebenso *Mm. extensores digitorum breves* genannt werden. Um die genetische Herkunft des erstgenannten von den kurzen Muskeln der Hand deutlich schon in dem Namen derselben anzudeuten, habe ich die fraglichen Muskeln überall nach Shmidth (39) (1897) *Mm. extensores breves manus* genannt, wogegen die von den langen Extensoren herstammenden, also vom *N. radialis* innervierten kurzen Extensoren den Namen *Mm. extensores digitorum breves* (so z. B. *M. extensor pollicis brevis*, *M. extensor brevis digiti II.* usw.) erhalten mögen.

Bevor ich auf die Beschreibung der einzelnen von mir untersuchten Fälle eingehe, muss ich noch eine Vorbemerkung machen. Die einzelnen Muskeln sind in der nachstehenden Darstellung nicht in der Reihenfolge, welche ihr genetischer Zu-

M. flexor digitorum longus { sublimis.
profundus (einschliesslich
des M. flexor pollicis longus).

M. flexor pollicis brevis profundus	{ caput radiale
	{ caput ulnare

5. Die Adduktoren (Mm. contrahentes mancher Autoren).

- M. adductor pollicis.
- M. adductor digiti II.
- M. adductor digiti IV.
- M. adductor digiti V.

6. Die Muskeln der tieferen Vola und deren Derivate auf dem Handrücken.

- | | |
|------------------------------|---|
| Mm. flexores breves profundi | $\left\{ \begin{array}{l} \text{Mm. interossei volares.} \\ \text{Mm. interossei dorsales} \\ \text{der höheren Säugetiere.} \end{array} \right.$ |
| Mm. extensores breves manus. | |

I. Monotremata.

A. Untersuchungsprotokolle.

Echidna aculeata.

Die Hand. Schon beim ersten Anblick macht die Hand der *Echidna* den Eindruck eines starken plumpen Grabwerkzeuges. Der Unterarm, die Handwurzel und die ganze Hand sind kräftig entwickelt und ragen aus dem Körper hervor, während der Oberarm wie auch ein Teil des Unterarms in ihn hineingezogen sind. Die einzelnen Finger, deren es 5 gibt, sind stark gebaut und bis zu den Endphalangen untereinander verwachsen, so dass nur die breiten, etwas gebogenen, schaufelförmigen Scharrkrallen frei stehen. Von den Fingern sind die äussersten (1. und 5.) schwächer als die drei mittleren, unter denen wieder der 3. der kräftigste ist. Die Volarseite der Hand stellt ein mit fetthaltigem Bindegewebe gefülltes vorgewölbtes Trittkissen dar, das sich bis zu den Wurzeln der Krallen distalwärts erstreckt.

Mit Hilfe der vorderen sowie auch der hinteren Extremitäten gräbt das Tier sich Gänge und Höhlen, wobei es eine weitgehende Geschicklichkeit aufweist. Auch beim Suchen der Nahrung macht es vom Graben Gebrauch, indem es die Ameisenhaufen aufgräbt. Der Gang des Tieres ist dagegen töppisch und langsam.

Muskelbefunde.

M. dorso-antebrachialis (Westling). Im Zusammenhang mit den langen Beugern der Hand ist zuerst ein Teil des *M. latissimus dorsi* zu erwähnen. Dieser Muskel hat einen ungewöhnlichen Verlauf eingeschlagen, indem er eine Portion nach der Hand zu aussendet. Diese besonders distalwärts gut abgetrennte Portion des von den Rippen entspringenden Muskels, die Mc Key (30) (1894) „Posterior dorsal portion“ und Westling (43) (1890) wie oben, nennt, bildet einen starken Muskelzipfel, der längs der ulnaren Beugeseite des Unterarms distalwärts verläuft, wobei er die langen Flexoren bedeckend und sich zu ihnen gesellend auch wie ein Beuger der Hand wirkt. Seine aponeurotische Endsehne breitet sich in Carpus zwischen den Sehnen der beiden Carpalflexoren aus, vereinigt sich mit ihren Sehnenscheiden sowie mit der Sehne des *M. flex. carp. uln.* und inseriert am *Os pisif.*, an der Fascie, welche zwischen den beiden Carpalvorsprüngen und oberhalb derselben sich befindet, und sendet starke Ausläufer an die ulnare Seite der Handwurzel und zur *Vola manus* aus.

Zu dem distalen Teil des Muskels tritt ungefähr in der Höhe des Ellenbogengelenkes ein Zweig von dem *N. medio-ulnaris* ein.

M. pronator teres (Fig. 1) entspringt vom *Epic. med. hum.*, mit dem epikondylären Kopfe des *M. flex. carp. rad.* so zusammenhängend, dass beide einen einzigen Muskelbauch bilden, dessen dorsalste und radialste Fasern sich zu den be-

treffenden Muskeln erstrecken. Erst etwas oberhalb der Mitte des Unterarmes ist es möglich, die beiden Muskeln voneinander zu trennen und auch weiterhin liegen sie ganz nebeneinander. Die proximalsten Fasern des Pronators verlaufen schräg dorsal- und radialwärts und inserieren vorwiegend sehnig auf der Volarfläche des Radius, etwas oberhalb der Mitte dieses Knochens. Die darauf folgenden haben einen immer mehr distalwärts gerichteten Verlauf und bilden so eine lange Insertion, die sich kontinuierlich fast bis zum distalen Ende des genannten Knochens längs dessen medialer Volarfläche erstreckt. Die proximalen Insertionsfasern sind aus einer auf der Oberfläche des Muskels allmählich entstandenen Sehnenplatte gebildet, die darauf distalwärts folgenden sind halbsehnig, und schliesslich verschwinden die sehnigen Bestandteile ganz, so dass die distalste Insertion ausschliesslich muskulös ist.

Der N. medianus entsendet bei seinem Austritt aus dem Foramen supracondyloideum einen Zweig, der sich kurz darauf in zwei Hauptäste teilt. Der ulnare von diesen ist für den tiefen Kopf des M. flex. carp. rad. bestimmt, der radiale tritt unter Verästelung in den gemeinsamen Muskelbauch des M. pronator und den volaren Kopf des M. flex. carp. rad. ein.

M. flexor carpi radialis (Fig. 1) ist ein kräftiger Muskel, obwohl bedeutend schwächer als der ulnare Carpalflexor. Er entspringt mit zwei Ursprungsportionen: die eine derselben kommt vom Epic. med. hum., die andere von der der Beuge-seite zugewandten Fläche des breiten Endes des Humerus und etwas von der Volarfläche der Ulna. Seine dorsalsten und ulnarsten Fasern entspringen von einem tiefen Fascienblatt, das besonders distalwärts deutlich hervortritt und sich mit den Fascien der Handwurzel vereinigt. Dabei hängt der erwähnte Muskel sowohl mit den Fasern des M. flex. dig. comm. als mit denjenigen des M. pron. ter. zusammen. Er schliesst sich dem letztgenannten dessen ganzer Länge nach nahe an, ist aber von

ihm schon ziemlich weit proximalwärts bis zu dem oben beschriebenen gemeinsamen Bauch isolierbar. Seine Sehne, die erst etwas oberhalb der Handwurzel entwickelt wird, befestigt sich an dem radialen, proximalen, etwas eminierenden Carpal-knochen, breitet sich aus auf den radialen Carpal- und den Basen der Metacarpalknochen und flicht sich mit den Fortsätzen der Sehne des ulnaren Carpalflexors zusammen. Einige Mm. flex. brev. prof. der radialen Finger entspringen von den pal-maren Ausbreitungen dieser Sehne (Fig. 2).

Der N. medianus sendet zu diesem Muskel einen Zweig, der auch den M. pron. ter. versorgt.

M. flexor carpi ulnaris (Fig. 1) ist stärker als der vorige und nimmt den ganzen ulnaren Teil des Unterarmes ein. Er entspringt vom Epic. med. hum., vom Olecranon und von dem oberen Teil des Corpus ulnae. Seine Muskelfasern, die einen starken von den Seiten zusammengedrückten Bauch bilden, entwickeln etwas oberhalb des Os pisif. eine kräftige Endsehne, längs deren Dorsalfläche jedoch muskulöse Fasern weiter verlaufen. Mit dieser Sehne vereinigen sich die ulnaren Fasern des M. dorso-antebrachialis, und die so gebildete Sehne setzt sich am Os pisif. fest. Ausser der sehnigen Insertion befestigen sich die distalen und dorsalen Fasern des genannten Muskels, welche längs der Dorsalfläche der Endsehne verlaufen, muskulös an der Basis des langgestreckten mit dem Processus styl. uln. und einem proximalen ulnaren Handwurzelknochen artikulierenden Os pisif. Über dem genannten Knochen und radialwärts davon breitet sich die Endsehne in der tieferen Vola aus, wo sie sich mit den Carpalligamenten vereinigt und einen Ursprung der verschiedenen Mm. flex. brev. prof. der ulnaren Finger abgibt. Besonders heften sich diese Fortsätze der Sehnen an der Basis des 4. und 5. Metacarpale an. (Fig. 2.)

Innervation: N. ulnaris.

M. flexor digitorum communis (Fig. 1). Die zwei zuletzt beschriebenen Muskeln liegen an beiden Seiten des Unterarmes und fassen zwischen sich den *M. flex dig. comm.* Dieser entspringt vom *Epic. med. hum.* von der Volarfläche der Ulna, längs welcher sein Ursprung weit distalwärts sich erstreckt, und mit einem schwächeren Ursprung vom Radius. Sein Muskelbauch lässt sich in einen oberflächlichen ulnaren und einen tiefen radialen Ursprungskopf unvollständig zerlegen. Diese Köpfe verschmelzen jedoch bald muskulös miteinander und gehen in eine gemeinsame Endsehne über, die von ansehnlicher Breite und Dicke ist und im Carpalkanal einen Sesamknochen enthält. Hier gesellt sich zu dieser Sehne ein von der Tiefe herkommender sehniger Ursprungskopf. Dieser entspringt in der Form einer rundlichen Sehne von den Ligamenten des ulnaren Teiles des Carpalkanals und hängt etwas mit den vom *Os pisif.* ausstrahlenden ligamentösen Endausbreitungen der Sehne des *M. flex. carp. uln.* zusammen, läuft dann radial- und distalwärts und verschmilzt mit dem radialen Teil der Flexorsehne sowie mit der schon selbständig gewordenen Sehne des 1. Fingers. — Die gemeinsame Sehne des betreffenden Muskels teilt sich in der Vola in 5 Endsehnen, welche zu jedem der 5 Finger gehen, wo sie an der Volarfläche der Basen der Endphalangen inserieren. Die einzelnen Sehnen sind durch ziemlich starkes Bindegewebe an den Mittelhandknochen befestigt. Ausserdem fand ich, wie Westling (43) (1890. S. 23.) beschreibt, je zwei starke *Retinacula*, die die drei mittleren Sehnen an den entsprechenden Metacarpalien und Grundphalangen festhalten sowie je eins für die Sehnen des 1. und 5. Fingers.

Einige von den oberflächlichsten Fasern des Muskels nehmen im *Antibrachium* einen mehr volaren Verlauf als die anderen und verlieren sich in der *Aponeurose* der Handwurzel.

Der Muskel wird von dem *N. medianus*, der seine meisten radialen Fasern versorgt, und vom *N. ulnaris* innerviert.

Mm. flexores breves manus (Fig. 1). Diese Muskeln wurden nur einmal an der rechten Hand eines kräftigen Männchens angetroffen und waren auch da sehr schwach entwickelt. Der radialste von diesen, der *M. flexor brevis manus digiti II.* entspringt von der Volarfläche der Sehne des *M. flex. dig. comm.* etwas oberhalb der Abgangsstelle der Sehne des 2. Fingers und läuft in der bindegewebigen Scheide der entsprechenden Sehne distalwärts. Nach einer Strecke teilt er sich in zwei muskulöse Endköpfe, welche voneinander divergierend die Flexorsehne zwischen sich fassen und so wie die Sehne des perforierten Flexors an beiden Seiten der 2. Phalange inserieren.

Der Muskel wird von einem Zweig des zu den Lumbricalen zwischen der 2. und 3. Flexorsehne gehenden Nerven, *N. medianus + cutaneus medius*, innerviert.

Der zweite, *M. flexor brevis manus digiti III* entspringt ebenfalls von der Volarseite der Sehne des *M. flex. dig. comm.*, dessen dritter Endsehne entsprechend. Auch diese dünne Muskelplatte läuft in der Scheide der genannten Endsehne distalwärts, verliert sich aber allmählich, so dass sich ihre letzten sehnigen Endausbreitungen nicht genauer verfolgen lassen.

Er wird ebenso von einem Ast des *N. medianus + cutaneus medius* innerviert.

Die anderen Finger hatten keine entsprechenden Muskeln aufzuweisen und an der linken Hand desselben Tieres waren sie auch nicht zu finden. Statt ihrer entsprangen aber hier drei sehnige Faserbündel von der gemeinsamen Flexorsehne. Diese Bündel entsprechen den Sehnen der drei mittleren Finger und senden ihre Fortsetzungen in den Sehnenscheiden dieser Finger eingebettet, distalwärts, bis sie sich allmählich in der Vagina verlieren. Auch an den anderen untersuchten Händen habe ich entsprechende, obwohl nicht so deutliche Sehnenbündel, die von der Oberfläche der gemeinsamen Sehne längs der einzelnen Flexorsehnen distalwärts verlaufen, gefunden. Diese Bündel können

wohl als rückgebildete *Mm. flex. brev. man.* der entsprechenden Finger aufgefasst werden, denn zu einem von diesen konnte noch ein kleiner Zweig vom *N. medianus* + *cutaneus medius* verfolgt werden.

In der Literatur ist mir eine Notiz von Fewkes (17) (1877. S. 133) über einen entsprechenden Muskel bei *Echidna* bekannt. Das von ihm als Varietät beschriebene kleine Muskelbündel entspringt von der Volarfläche der gemeinsamen Flexorsehne etwas oberhalb der Stelle, wo sie die Endsehnen absendet, und verläuft distalwärts zwischen den Sehnen des 2. und 3. Fingers, wo es im Bindegewebe verschwindet — Ausserdem hat Ribbing (37) (1908 S. 613.) einen entsprechenden Muskel an beiden Händen des von ihm zergliederten Exemplares gefunden. In diesem Falle entsprang der fragliche Muskel ebenso auf der Volarfläche der Flexorsehne und inserierte an dem *Retinaculum* für die Sehne des 3. Fingers.

* *Mm. lumbricales* (Fig. 1) Wegen seiner grossen Ähnlichkeit mit diesen zähle ich zu derselben Kategorie wie die Lumbricalmuskeln einen zum ersten Finger gehörenden Muskel, der von früheren Untersuchern entweder *M. flex. poll. brev.* (Fewkes (17) 1877 S. 130) oder *M. abd. poll.* (Mivart (34) 1866 S. 389) und Westling (43) (1890 S. 28.) genannt wird. Diesen Muskel habe ich in zwei voneinander abweichenden Formen angetroffen, zwischen denen in einem dritten Falle eine Übergangsform gefunden wurde. — Im ersten Falle gibt es einen einheitlichen Muskel, der hauptsächlich von der radialen Seite der gemeinsamen Flexorsehne, aber auch deutlich von der Fascie der Handwurzel seinen Ursprung nimmt. Er verläuft schräg distal- und radialwärts und inseriert sowohl an der radialen Volar- als Seitenfläche der letzten Phalange des 1. Fingers. — An einem zweiten Exemplare habe ich wieder einen Muskel gefunden, der dem letztbeschriebenen entspricht. Dieser zeigte aber eine undeutliche Furche, die längs seiner Oberfläche verlief und seine Fasern unvollständig in eine radiale und eine ulnare Portion

teilte. — Diese Teilung ist in dem dritten Falle vollständig durchgeführt. Hier entspringen die beiden Portionen miteinander zusammenhängend von der radialen Seite der gemeinsamen Sehne des *M. flex. dig. comm.* so dass die Fasern der am meisten radial liegenden Portion etwas höher und mehr radialwärts, die der ulnaren mehr ulnar- und distalwärts von der entsprechenden Stelle der Sehne entspringen. Der radiale Bauch, der dem *M. abd. poll. brev.* entsprechen dürfte, inseriert an der Radialseite der ersten Endphalange und sendet einige Bündel zur Extensorsehne. Der zweite aber, der vielleicht als *M. flex. poll. brev. subl.* aufzufassen ist, setzt sich an der radialen Volarfläche derselben Phalange an.

Die erwähnten Muskeln werden im ersten und zweiten Falle von Zweigen des *N. medianus* innerviert, im dritten Falle sind die Nerven nicht konstatiert worden.

Ribbing (37) (1908 S. 613) hat einen Muskel, den er als Rest der *Mm. flex. brev. man.* betrachtet und dem er keinen speziellen Namen gibt, von der gemeinsamen Flexorsehne entspringen zu der ersten Phalange des Daumens verlaufen sehen. Dieser entspricht wohl dem hier beschriebenen Muskel. — Mi-vart (34) (1866 S. 389) beschreibt einen Muskel, *M. abd. poll. (?)*, der aus einigen Muskelfasern bestehend vom *Os trapezium* (= *Os multang. maj.*) entspringt und an der Radialseite des Daumens inseriert. Da er ausserdem die beiden *Mm. flex. brev. prof.* des ersten Fingers beschreibt, kann dieser Muskel kaum ein anderer sein als der oben erwähnte, obwohl er hier ganz anders entspringt. — Fewkes (17) (1877 S. 130) beschreibt einen Muskel auf ähnliche Weise wie hier oben im ersten Falle und auch Westling (43) (1890 S. 28—29) scheint den Muskel so gefunden zu haben. In ihrem Falle empfing aber der Muskel eine doppelte Innervation, sowohl von dem *N. cutaneus medius*, als auch von *N. radialis*.

Auch den *Lumbricalis* des ersten Intermetacarpalraumes habe ich in zwei etwas voneinander abweichenden Formen gefunden.

Bei zwei untersuchten Exemplaren entspringt der Muskel mit einem Kopf tief von der Teilungsstelle der ersten und zweiten Sehne des *M. flex. dig. comm.*, bei einem dritten hatte er ausser diesem Kopf noch einen anderen Ursprung von der Volarseite der zweiten Flexorsehne. Diese zwei Köpfe bilden jedoch einen einheitlichen Muskelbauch. In beiden Fällen inseriert der Muskel an der radialen Seitenfläche der vorletzten Phalange des zweiten Fingers, von wo aus er seine Fasern zur Dorsalaponeurose sendet. — Zwischen der zweiten und dritten Sehne des *M. flex. dig. comm.* befinden sich zwei *Lumbricales*, die indessen einen gemeinsamen, von der Teilungsstelle der genannten Sehnen entspringenden Ursprungsteil besitzen. Die beiden Muskeln weichen sehr bald auseinander und befestigen sich an den einander zugekehrten Seitenflächen der zweiten Phalange des zweiten und dritten Fingers. — Zwischen der dritten und vierten Sehne gibt es auf ganz ähnliche Weise zwei, anfangs zusammenhängende *Lumbricales*, die an dem dritten und vierten Finger inserieren. — Zwischen den Sehnen der zwei ulnaren Finger liegt dagegen nur ein *Lumbricalis*. Dieser entspringt tiefer als die anderen, teilweise gerade von der Dorsalfläche der gemeinsamen Flexorsehne und verläuft nach der Radialseite der zweiten Phalange des fünften Fingers. Die *Lumbricales* zwischen den vier ulnaren Fingern inserieren hauptsächlich an den Seitenflächen der zweiten Phalange, doch sieht es aus, als sendeten sie einige oberflächlichste Insertionsfasern auch zur Extensorsehne der Finger. Nach Westling (43) (1890 S. 28) sollen sie es nicht tun.

Die Muskeln zwischen dem ersten und zweiten, sowie dem zweiten und dritten Finger werden von dem *N. medianus + cutaneus medius*, diejenigen der beiden ulnaren Metacarpalzwischenräume von *N. ulnaris + cutaneus medius* innerviert.

Mivart (34) (1866 S. 389) hat zwei Paare von *Lumbricales*, eines zwischen dem zweiten und dritten und das andere zwischen dem dritten und vierten Finger gefunden. — Fewkes (17)

(1877 S. 131) fand ausserdem noch ein drittes Paar zwischen dem vierten und fünften Finger. — Westlings Befund bietet grosse Übereinstimmung mit demjenigen von meinen Fällen, wo der Lumbricalis des ersten Intermetacarpalraumes nur aus einem Ursprungskopf bestand. Sie beschreibt aber nur vier Lumbricales, da sie die beiden zwischen den Flexorsehnen des zweiten und dritten sowie des dritten und vierten Fingers als je einen Muskelbauch betrachtet, der nur mit zwei Endsehnen inseriert. Die Lumbricales der von mir untersuchten drei Tiere inserieren aber alle muskulös und die beiden Endzipfeln der gepaarten Mm. lumbr. sind zum grössten Teil voneinander getrennt, so dass sie als verschiedene, beim Ursprung paarweise zusammenhängende Muskeln aufgefasst werden können. Alle die verschiedenen Befunde stimmen jedoch, was den Ursprung der verschiedenen Lumbricales im Vergleich zu den Sehnen des M. flex. dig. comm. anbetrifft, darin überein, dass sie tief zwischen den einzelnen Sehnen oder von der Dorsalseite der gemeinsamen Sehne entspringen. Freilich habe ich in einem Falle den Lumbricalis des ersten Intermetacarpalraumes auch von der Volarfläche der Sehne entspringen sehen. Es ist aber möglich, dass diese volaren Fasern, die hier mit dem erwähnten Lumbricalis verwachsen waren und so den volaren Kopf desselben bildeten, in der Tat einen M. flex. brev. man. dig. II. vorstellen.

M. flexor pollicis brevis profundus (Fig. 2). — Der erste Finger hat hier zwei tiefe Beuger, die zu den tiefen Flexoren der Vola, zu den Mm. flexores breves profundi (Mm. interossei volares) gehören. Sie entspringen mit einer platten gemeinsamen Sehne von den Carpalligamenten an der Radialseite der Vola, wobei ihre Ursprungsfasern direkt mit den Ausbreitungen der Sehne des M. flex. carp. rad. zusammenhängen. Erst nach einer Strecke entwickelt die Ursprungssehne, ungefähr auf der Volarfläche der Basis des ersten Metacarpale, Muskelfasern, die sich in zwei Bäuche anordnen. Diese beiden

Köpfe (*Caput radiale* und *Caput ulnare*) verlaufen voneinander divergierend längs beiden Seiten des ersten Fingers, entwickeln je eine Endsehne und greifen vermittelt dieser auf die Dorsalaponeurose über.

Zu dem ulnaren von diesen Köpfen wurde ein Zweig des *N. medianus + cutaneus medius* gefunden. Dieser versorgt wohl auch den radialen Kopf.

M. palmaris brevis. Macalister und Houghton (25) (1870, S. 165), haben einen sonderbaren, wahrscheinlich anomalen, Muskel bei *Echidna* getroffen, den ersterer als *Palmaris brevis* beschreibt. Dieser kleine Muskel entspringt von der Ulna ungefähr 6 mm (a quarter of an inch) oberhalb ihres unteren Endes und breitet sich in der Handwurzelfascie, auf der Volarfläche der Flexorsehne aus. Einen entsprechenden Muskel habe ich nicht an meinen Exemplaren gefunden, auch erwähnen die anderen Autoren nichts Derartiges.

Mm. flexores breves profundi. (*Mm. interossei volares*) (Fig. 2). Wie überhaupt die Handmuskeln bei diesem Tiere, so sind auch die *Mm. flex. brev. prof.* in den verschiedenen Händen sehr variierend. Hier ist das Vorkommen dieser Muskeln noch in der Beziehung ungewöhnlich, dass einige Finger statt der gewöhnlichen, fleischigen *Mm. flex. brev. prof.* nur Sehnenbündel aufweisen, die genau ebenso aussehen wie die muskulösen, und die ich in folgender Darstellung als sehnige *Mm. flex. brev. prof.* betrachte, weil sie bei anderen Exemplaren, oder sogar in der anderen Hand eines und desselben Tieres fleischig vorkommen können¹⁾. Der erste²⁾, zweite und dritte Finger hatten bei allen von mir untersuchten Tieren, bis auf eine Ausnahme, je zwei muskulöse *Mm. flex. brev. prof.*, welche paarweise zusammenhängend, die des 3. Fingers jedoch voneinander

¹⁾ Dass derselbe Muskel bei einem Tier fleischig, bei einem anderen Exemplar derselben Art wieder sehnig sein kann, haben u. a. Cunningham und Macalister bei *Dasyus sexcinctus* beobachtet. Dabei fand ersterer den 1. und 4. dorsalen Interosseus sehnig, letzterer dieselben dagegen muskulös (Sutton [40] 1885, S. 29).

²⁾ Die beiden zu dem 1. Finger gehörenden *Mm. flex. brev. prof.* stellen den bereits beschriebenen *M. flex. poll. brev. prof.* dar; sie werden aber trotzdem hier noch kurz erwähnt.

Fig. 1.

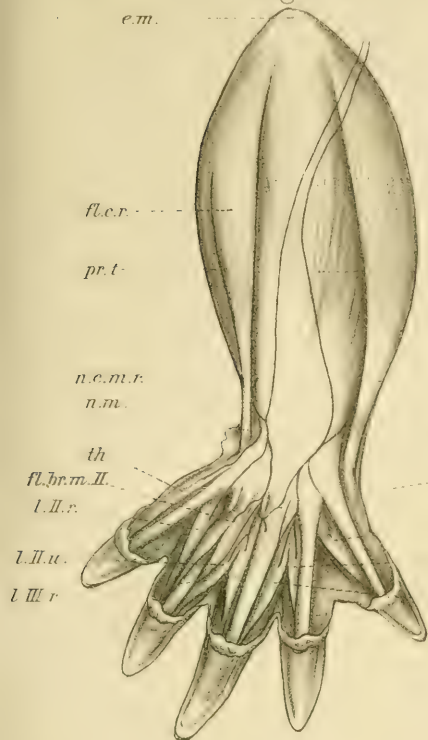


Fig. 2.

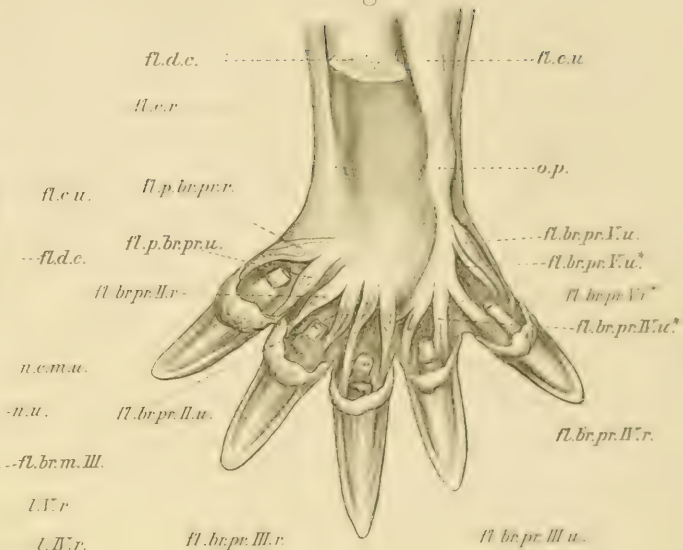
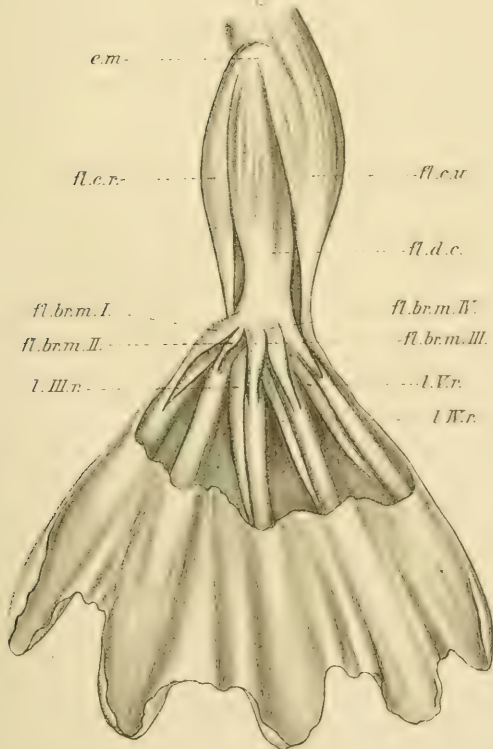


Fig. 4.

Fig. 3.



getrennt, von den Carpalligamenten sehnig entsprungen. Die betreffenden Muskeln des 1. und 2. Fingers, die paarweise zusammenhängend entspringen, spalten sich je von der gemeinsamen Ursprungssehne ab, verlaufen längs der volaren Seitenfläche der entsprechenden Metacarpalien und Grundphalangen, biegen sich allmählich dorsalwärts um die letzteren und lassen ihre platten Endsehnen mit der Extensorsehne der Finger ungefähr in der Höhe der Endphalangen verschmelzen. Die Muskeln des 3. Fingers sind im übrigen den vorigen ähnlich, entspringen aber getrennt vom Carpus. Das erste (*M. flex. poll. brev. prof.*) und das zweite Paar hängen mit den Ausbreitungen der Sehne des *M. flex. carp. rad.*, das dritte teils (der radiale Kopf) mit denselben, teils (der ulnare Kopf) mit denjenigen des *M. flex. carp. uln.* zusammen. Ausserdem entspringen sie auch von den Carpalligamenten und -Knochen, denen die Endausbreitungen der Sehnen der Carpalflexoren untrennbar anhaften. Der vierte Finger hat bei einer *Echidna* in der linken Hand nur zwei sehnige *Mm. flex. brev. prof.*, die auf ähnliche Weise wie die fleischigen der anderen Finger paarweise zusammenhängen, von der Fortsetzung der Sehne des *M. flex. carp. uln.* entspringen und wie die schon beschriebenen *Mm. flex. brev. prof.* inserieren. In der rechten Hand desselben Tieres findet man aber in der radialen von diesen Sehnen einen auffallend kurzen, dicken Muskelbauch. Der fünfte Finger dieses Exemplares besitzt in beiden Händen nur zwei sehnige *Mm. flex. brev. prof.*, die mittelst einer gemeinsamen Ursprungssehne von der Fortsetzung der Sehne des *M. flex. carp. uln.* entspringen und auf beiden Seiten des 5. Fingers ganz wie die muskulösen, kurzen, tiefen Beuger der anderen Finger in die Extensorsehne übergehen. — Bei einem anderen Tier waren die betreffenden Muskeln der vier radialen Finger, wie hier oben für die rechte Hand beschrieben wurde, indem die drei radialen Finger je zwei fleischige Muskelköpfe erhielten, während an dem 4. der radiale Kopf fleischig, aber

viel länger als bei dem vorigen Exemplar, der ulnare dagegen sehnig war. Hier fand ich aber noch einen fleischigen ulnaren *M. flex. brev. prof.* für den 5. Finger (Fig. 2), wogegen der radiale sehnig war. Ausser diesem kleinen ulnaren Muskelbauch war noch ein sehniger Strang auf derselben Seite zu erkennen. — Bei einem dritten Exemplare ist die Anordnung dieser Muskeln wieder etwas anders, nämlich so, dass auf der linken Seite die vier radialen Finger ihre fraglichen Muskeln in ähnlicher Anordnung haben wie das erstbeschriebene Tier in seiner rechten Hand, hier aber mit dem Unterschied, dass der radiale *M. flex. brev. prof.* des 4. Fingers vollständig muskulös ist; der 5. Finger hat dagegen einen radialen muskulösen und einen ulnaren sehnigen *M. flex. brev. prof.* Bei demselben Tier zeigt der 2. Finger der rechten Hand keinen ulnaren kurzen, tiefen Flexor, auch ein sehniger solcher kommt nicht vor; der 1. und 3. Finger haben je zwei fleischige, der 4. einen radialen fleischigen und einen ulnaren sehnigen, der 5. nur zwei sehnige *Mm. flex. brev. prof.*

Der von *N. medianus* und *N. cutaneus medius* gemeinsam gebildete Nerv sendet einen Zweig zu dem ulnaren Bauch des tiefen *M. flex. poll. brev.*; dieser Zweig versorgt auch den radialen, kurzen, tiefen Flexor des 2. Fingers. Der ulnare des 2. und der radiale des 3. Fingers werden von einem anderen Zweig desselben Nerven innerviert. Dieser Zweig verläuft zwischen den *Lumbricales* des 2. *Intermetacarpalraumes* und versorgt auch diese Muskeln. Der ulnare *M. flex. brev. prof.* des 3. und der radiale des 4. Fingers erhalten ihre Nerven von dem Zweig des *N. ulnaris + cutaneus medius*, der auch die *Lumbricales* des dritten *Intermetacarpalraumes*, zwischen welchen er verläuft, innerviert. Die Innervation des ulnaren, kurzen, tiefen Beugers des 5. Fingers ist nicht festgestellt worden.

In der Literatur trifft man auch voneinander abweichende Angaben über diese Muskeln. Mivart (34) (1866 S. 389) schreibt

den vier radialen Fingern je zwei kurze, tiefe Flexoren zu. Die des 1. Fingers, *M. flex. poll. brev. prof.*, hängen paarweise zusammen und entspringen von der Sehne des *M. flex. carp. rad.*, die des 2. Fingers entspringen nahe der Basis des 2. Metacarpale, das dritte Paar nicht weit vom *Os magnum* und die schwachen kurzen, tiefen Flexoren des 4. Fingers von der Fortsetzung der Sehne des *M. flex. carp. uln.*, der ulnare erst in der Nähe des distalen Endes des 4. Metacarpale. — Fewkes (17) (1877 S. 132) fand nur für die drei radialen Finger je zwei *Mm. flex. brev. prof.*, die des 1. Fingers (*M. flex. poll. brev. prof.*) hängen paarweise zusammen und entspringen von der Sehne des *M. flex. carp. rad.*, die des 2. Fingers ebenso paarweise von der Basis des 2. Metacarpale und die des dritten, wie in meinen Fällen, voneinander getrennt, vom *Os magnum*, der ulnare ausserdem von der Sehnenausbreitung des *M. flex. carp. uln.* Für die zwei ulnaren Finger hat er keine *Mm. flex. brev. prof.* gefunden. — Das von Westling (43) (1890 S. 29, 30) untersuchte Tier hat fünf *Mm. flex. brev. prof.*, von welchen der 1., 2. und 3. von der Sehne des *M. flex. carp. rad.* und vom 2. Metacarpalknochen entspringen. Die Insertion des 1. findet an der Ulnarseite des 1. Fingers, die der beiden übrigen an beiden Seiten des 2. Fingers statt. Der 4. entspringt vom Carpus und der 5. von der Fortsetzung der Sehne des ulnaren Carpalflexors; ersterer inseriert an der Radialseite des 3., letzterer an derjenigen des 4. Fingers. — Den hier als *M. flex. poll. brev. prof. caput rad.* beschriebenen Muskel lässt sie an der Grundphalange und an dem 1. Mittelhandknochen inserieren und nennt ihn *M. opponens pollicis*. — Ribbing (37) (1908 S. 640, 641) erwähnt, dass der ulnare Teil des Flexor brevis (*M. inteross. vol.*) für den 4. sowie der ganze Flexor brevis für den 5. Finger bei dem von ihm untersuchten Exemplar verschwunden war.

Stellt man alle die verschiedenen Befunde zusammen, so kann man eine Hand konstruieren, die für jeden Finger zwei

muskulöse, kurze, tiefe Beuger besitzt. Die drei von mir untersuchten Exemplare haben schon je einen radialen und einen ulnaren M. flex. brev. prof. für den 1., 2., 3. und 5. sowie einen radialen für den 4. Finger und Mivart hat auch für diesen Finger einen ulnaren, kurzen, tiefen Flexor gefunden. — Man kann also schon aus diesen Befunden, obwohl das untersuchte Material nicht grösser ist, den Schluss ziehen, dass bei diesem Tiere eine Anordnung mit zwei Mm. flex. brev. prof. für jeden Finger die ursprüngliche gewesen ist, und dass durch Rückbildung einiger muskulösen Beuger alle die variierenden Verhältnisse entstanden sind, wo bald sehnige, bald muskulöse Mm. flex. brev. prof. vorkommen.

Dorsale Interossei oder Mm. extensores breves manus sind nicht vorhanden.

Ornithorhynchus anatinus.

Die Hand dieses Tieres zeigt eine vollständige Anpassung an das Leben im Wasser, indem sie breites, kurzes Ruder bildet. Die vordere Extremität ragt nur mit dem distalen Ende des Antibrachiums, mit der Handwurzel und Hand frei vom Körper heraus, die Finger sind relativ lang, fast gleich gross und miteinander durch eine Schwimmhaut verbunden, deren in Falten gelegte Verdickungen eine Verlängerung zu jedem Finger bilden. Diese Verlängerungen sind fast ebenso lang wie die einzelnen Finger, und die interdigitale Schwimmhaut setzt sich auch zwischen diesen eine Strecke weiter fort. Trotzdem endigen die Finger mit langen, abgerundeten, etwas plattgedrückten Krallen, die auf der Oberfläche dieser Schwimmhautverlängerung in den dort befindlichen entsprechenden Vertiefungen liegen.

Das Tier ist ein geschickter Schwimmer, wobei es seine vorderen Extremitäten als Ruder benutzt; ausserdem soll es mit ihrer Hilfe Gänge, deren Länge mehrere Meter betragen können, an den Ufern graben. Bei dieser Arbeit wird angeblich die

lange Schwimnhaut der Hände nach unten und rückwärts umgeklappt, so dass die Krallen frei stehen.

Muskelbefunde.

M. pronator teres ist ein verhältnismässig schwach entwickelter Muskelbauch, der an seinem Ursprung etwas mit dem M. flex. carp. rad. zusammenhängt. Dieser Zusammenhang kommt so zustande, dass einige Fasern des betreffenden Muskels von der sehnigen Oberfläche des M. flex. carp. rad. entspringen. Die meisten Fasern des Pronators entspringen indessen selbständig vom Epic. med. hum. und bilden mit den vorigen einen cylindrischen etwas abgeplatteten Bauch, der in querer Richtung radial- und distalwärts zieht und die Fasern des M. flex. carp. rad. oberflächlich kreuzt. So verläuft er etwa bis zur oberen Grenze des distalen Drittels des Radius, wo er sich abplattet und in seine Endsehne übergeht. Diese tritt zuerst an dem proximalen Rande des Muskels auf, wo sie in Form eines glänzenden Sehnenrandes die Muskelfasern begleitet. Zu diesem gesellen sich weiter distalwärts sehnige Fortsetzungen der mittleren und distalen Muskelfasern und bilden so die Endsehne des Muskels, welche längs der radialen Volarfläche der oberen Hälfte des distalen Drittels des Radius inseriert.

Der N. medianus sendet kurz nach seinem Austritt vom For. suprac. dem Pronator einen Zweig. Dieser verläuft erst längs der Oberfläche des M. flex. carp. rad. und schickt ihm kräftige Zweige zu, wonach er in der Masse des Pronators endigt.

M. flexor carpi radialis (Fig. 3) liegt zwischen dem vorigen und dem M. flex. dig. comm., wo er von beiden Seiten zusammengedrückt zweiköpfig vom Epic. med. hum. und von der Volarfläche des distalen breiten Endes des Humerus sowie mit wenigen Fasern von der Volarfläche der Ulna entspringt. Mit dem M. flex. dig. comm. hängt er nur wenig in der Nähe

seines Ursprungs, mit dem *M. pron. ter.* etwas mehr zusammen. Er ist kräftig entwickelt, läuft längs der radialen Volarfläche des Unterarmes und entwickelt im distalen Teil desselben seine Endsehne, die sich an einem proximalen, radialen Carpalknochen befestigt. Von dieser Stelle aus breiten sich oberflächliche Fasern der Sehne weiter auf die tiefen Carpalligamente der radialen Seite der Vola aus und verschmelzen mit denselben.

Der *N. medianus* sendet diesem Muskel, ausser dem mit dem *Pronator* gemeinsamen, noch einen selbständigen Zweig.

M. flexor carpi ulnaris (Fig. 3) ist der kräftigste Muskel des Unterarms, indem er dessen ganze ulnare Volar- und Seitenfläche einnimmt. Er liegt ulnarwärts von dem *M. flex. dig. comm.* zwischen ihm und dem Teil des Hautmuskels, der sich an der Ulna befestigt. Seine Fasern entspringen vom *Epic. med. hum.* sowie vom *Corpus* und *Olecranon ulnae*, wobei sie einen grossen ulnaren und einen schwächeren epikondylären Kopf bilden. Diese Köpfe verschmelzen schon an der unteren Grenze des oberen Drittels des Unterarms vollständig miteinander und entwickeln dann etwas oberhalb der Handwurzel eine Endsehne, die erst längs der Mitte des gemeinsamen Muskelbauches verläuft und dann allmählich in sich alle muskulösen Fasern aufnimmt und so zu einer kräftigen Sehne wird, die sich am *Os pisif.* befestigt. Auch hier setzen sich die oberflächlichsten Sehnenfasern weiter fort und verbreiten sich schliesslich an den Carpalligamenten bis an die Basis des 4. und 5. Metacarpale. Diese Fortsetzungen der Sehne, die über das *Os pisif.* hinaus verlaufen, sind jedenfalls sehr dünn und die Ligamente, die am 4. und 5. Metacarpale inserieren, sowie die Ursprungssehnen der *Mm. flex. brev. prof.* der zwei ulnaren Finger entspringen zum grössten Teil vom *Os pisif.* selbst.

Der genannte Muskel wird vom *N. ulnaris* innerviert.

M. flexor digitorum communis (Fig. 3). Dieser einzige lange Beuger der Finger liegt zwischen den beiden Carpal

flexoren und entspringt mit ihnen etwas verwachsen von der Volarfläche des Radius und der Ulna sowie vom *Epic. med. hum.* Der Muskel lässt sich deutlich nur in zwei Portionen, eine tiefere ulnare und eine oberflächlichere epikondyläre, teilen. Doch lässt sich letztere in einen grösseren ulnaren und einen kleineren radialen Kopf spalten. — Als einen vierten Kopf des Muskels kann man noch das gänzlich sehnige Verstärkungsband betrachten, das in dem ulnaren Teil des Carpalkanals von den dort befindlichen Ligamenten als eine cylindrische Sehne entspringt, schräg distal- und radialwärts verläuft und sich mit der gemeinsamen Flexorsehne vereinigt. Die drei erstgenannten Ursprungsköpfe vereinigen sich nämlich unter Bildung eines gemeinsamen Muskelbauches, der distalwärts eine Sehne entwickelt, zu der sich der genannte sehnige Ursprungskopf gesellt. Die so gebildete gemeinsame Sehne, die im *Canalis carpi* zwei Sesamknochen enthält, teilt sich erst in der *Vola manus* in fünf Endsehnen, welche je an der Basis der Nagelphalange der Finger inserieren.

Der *N. medianus* sendet seine Äste zu allen den muskulösen Köpfen des langen Fingerbeugers, der *N. ulnaris* die seinigen nur zu den ulnaren Fasern des tiefen und des oberflächlichen ulnaren Kopfes.

Den oben beschriebenen sehnigen, distalen Ursprungskopf habe ich konstant gefunden und er wird auch von Manner-Smith (29) (1894 S. 699) erwähnt. — Ribbing (37) (1908 S. 611) hat bei seinem Tiere vier muskulöse Ursprungsköpfe trennen können, er erwähnt dagegen den sehnigen Kopf nicht.

Mm. flexores breves manus (*M. flex. dig. subl. s. perforatus*, Coues (14) [1871 S. 157]) (Fig. 3). Von der volaren Seite der noch ungeteilten Flexorsehne entspringen vier kleine, dickbäuchige, kegelförmige Muskeln auf folgende Weise: Der erste, der *M. flex. brev. man. dig. I.* liegt am meisten radial und ist der stärkste von ihnen. Er entspringt von der volaren Radial-

seite der Sehne des langen Fingerbeugers nicht weit von der Stelle, wo diese Sehne ihren radialsten Endzipfel absendet. Der zweite, der *M. flex. brev. man. dig. II.*, der kleinste von allen, entspringt etwas distal- und ulnarwärts neben dem vorigen über der Abgangsstelle der zweiten Beugesehne. Der dritte, der *M. flex. brev. man. dig. III.*, entspringt etwas proximal- und ulnarwärts von dem letztbeschriebenen ebenfalls von der Volarfläche der noch ungeteilten Flexorsehne, und der vierte der *M. flex. brev. man. dig. IV.*, noch mehr ulnar- und proximalwärts neben dem vorigen. — Alle diese Muskeln haben kurze Sehnen, die bald breiter werdend in die *Vag. tend.* der vier radialen Finger übergehen. Durch Vermittelung dieser Scheiden werden die an beiden Seitenrändern der distalen Enden der Metacarpalknochen und an den Rändern der Phalangen befestigt, wobei sie sich weiter distalwärts in der Richtung der Finger fortsetzen und sich auch in dem Bindegewebe der Schwimmhaut ausbreiten. Man kann sie also auch als perforierte Sehnen auffassen, obwohl ihre Endausbreitung eine aponeurotische Platte bildet, deren Befestigung nicht deutlich präzisiert ist.

In ähnlicher Weise beschreibt Meckel (33) (1826 S. 28) diese Muskeln, lässt aber ihre Endsehnen nur an der „*Membrana interdigitalis*“ inserieren. — Coues (14) (1871 S. 157) hat dieselben als eine zusammenhängende Muskelplatte gefunden, die sich in vier Köpfe teilt, von denen jeder eine Sehne entsendet. — Auch Westling (42) (1884 S. 35) erwähnt diese Muskeln als eine von der Sehne des *M. flex. dig. comm.* entspringende „Muskelmasse“.

Die drei radialen dieser Muskeln werden von einem Nerven, der durch Vereinigung des *N. medianus* mit dem radialen Endzweige des *N. cutaneus medius* gebildet ist, innerviert. Der ulnare erhält seinen Nerven von einem ähnlichen Stamm, an dessen Bildung der *N. ulnaris* und der ulnare Endzweig des *N. cutaneus medius* teilnehmen.

Mm. lumbricales (Fig. 3). Während die letztbeschriebenen Muskeln von der Volarfläche der gemeinsamen Flexorsehne entspringen, haben die drei Lumbricales ihren Ursprung teils tiefer zwischen den einzelnen Sehnen teils an der Dorsalseite der ungeteilten Sehne. So entspringen die erwähnten Muskeln zwischen den Sehnen des 2. und 3., 3. und 4. sowie 4. und 5. Fingers. Sie verlaufen distal- und etwas ulnarwärts ungefähr im Niveau der Flexorsehnen zu den drei ulnaren Fingern, wo sie sich je an der radialen Seitenfläche der 2. Phalange ansetzen und zum Teil in die Dorsalaponeurose der entsprechenden Finger übergehen.

Die zwei radialen Lumbricales werden von dem Stamme des *N. medianus* + *cutaneus medius*, der dritte von dem des *N. ulnaris* + *cutaneus medius* innerviert.

Coues (14) (1871 S. 157) fand bei *Ornithorhynchus* vier Lumbricales, ebenso auch Westling (42) (1884 S. 35), welche übrigens den drei ulnaren Lumbricales eine Innervation seitens des *N. ulnaris* zuschreibt. Ich habe aber das oben beschriebene Verhältnis bei den vier von mir untersuchten Exemplaren (6 Hände) immer konstant gefunden.

M. flexor pollicis brevis profundus (Fig. 5). Dieser zweiköpfige Daumenbeuger sieht seiner Lage und Form nach ganz wie die *Mm. flex. brev. prof.* der anderen Finger aus und ist zweifellos zu diesen Muskeln zu zählen. Die beiden Köpfe des Muskels, *Caput radiale* und *Caput ulnare*, entspringen paarweise zusammenhängend vermittelt einer Ursprungssehne von einem proximalen, volarwärts vorragenden, radialen Carpalknochen, da wo sich die Sehne des *M. flex. carp. rad.* befestigt. Nach einigem Verlauf entwickelt die gemeinsame Ursprungssehne Muskelfasern, die bald darauf zwei kräftige Bäuche bilden. Diese verlaufen längs der Volarfläche und längs der beiderseitigen Seitenflächen des 1. Metacarpale nach der Basis der 1. Grundphalange. Der radiale von diesen geht mit

einer breiten Sehne um den radialen Rand der Grundphalange herum in die Dorsalaponeurose über; der ulnare inseriert aber an der ulnaren Seite der Volarfläche der Basis derselben Grundphalange. Diese beiden Muskeln hängen miteinander näher zusammen als die *Mm. flex. brev. prof.* der vier ulnaren Finger, sind aber distalwärts deutlich von einander getrennt.

Innervation: *N. medianus* + *cutaneus medius*.

Coues (14) (1871 S. 157, 158) beschreibt nur einen kurzen Daumenmuskel „The short special flexor of the thumb“, der von dem am stärksten prominierenden radialen Carpalknochen entspringt und an der volaren Seite der Basis der Grundphalange inseriert. — Auch Westling (42) (1884 S. 32) spricht dem Daumen nur einen kurzen Beugemuskel zu, der auf ganz ähnliche Weise wie die drei nächstfolgenden (*Mm. flex. brev. prof.*) inseriert.

M. abductor digiti V. (Fig. 4 A). Mit diesem Namen bezeichne ich einen winzigen Muskel, den ich nur einmal an der Hand eines männlichen Tieres gefunden habe. Dieser Muskel liegt auf dem ulnaren *M. flex. brev. prof.* des 5. Fingers. Er entspringt von den das *Os pisif.* bedeckenden Fascien und direkt von den Fortsetzungen der Sehne des *M. flex. carp. uln.*, ist fast von Anfang an muskulös, sendet aber dann seine lange, dünne Sehne längs der ulnaren Volarfläche des obenerwähnten kurzen, tiefen Beugers, jedoch so, dass sie mit diesem Muskel keinen Zusammenhang hat nach der ulnaren Seite der Basis der 5. Grundphalange. Hier inseriert sie an der genannten Ulnarfläche, etwas volarwärts von der Insertionsstelle der Sehne des ulnaren *M. flex. brev. prof.*, wobei sie auch mit der *Vag. tend.* in Zusammenhang steht.

Zu diesem Muskel ist kein Nerv gefunden worden.

Der Abductor des 5. Fingers scheint sehr inkonstant vorzukommen, denn ausser in diesem Fall ist er meines Wissens nur einmal früher, nämlich von Westling (42) (1884 S. 35) beob-

achtet worden. Westling rechnet ihn zu den Interossei (*Mm. flex. brev. prof.*) und spricht von einem grösseren Interosseus des 5. Fingers und von einem kleineren oberflächlichen, sehr schmalen, der vom *Os pisif.* entspringt und mit dem grösseren gemeinsam auf der äusseren Seite der 1. Phalange des 5. Fingers inseriert.

M. adductor digiti V. (?) (*M. contrahens* Westling (42) (1884 S. 34) (Fig. 4). Über diesen Muskel, der nicht konstant vorkommen scheint, habe ich folgende Befunde notiert: Bei zwei Weibchen, von denen drei Hände untersucht wurden, konnte ich ihn nicht entdecken. Bei einem männlichen Tiere (Fig. 4 A) fand ich den Muskel aus zwei Ursprungsköpfen bestehend. Der eine von diesen entsprang von einem Ligament, das vom *Os pisiforme* quer radialwärts im Carpus verlief, der andere sehr dünne, sehnig vom *Os pisif.* Beide Köpfe vereinigten sich unter Bildung eines kleinen Muskelbauches, der deutlich von dem unter ihm liegenden ulnaren *M. flex. brev. prof.* des 4. Fingers getrennt sich nach der Basis der 2. Phalange des 5. Fingers hinzog, wo er sich an der radialen Seitenfläche desselben zwischen den entsprechenden *M. lumbricalis* und die 2. Phalange einkelte. — Bei einem zweiten Exemplar, ebenfalls männlich (Fig. 4 B), fand ich den erwähnten Muskel viel stärker entwickelt. Hier entspringt er aber vom *Os pisif.* und hängt mit dem Ursprung des ulnaren *M. flex. brev. prof.* des 5. Fingers sowie mit einem dem radialen kurzen, tiefen Beuger desselben Fingers entsprechenden bindegewebigen Strang zusammen. Der Muskelbauch, der etwas schmaler als der der *Mm. flex. brev. prof.* ungefähr von derselben Grösse ist wie ein *Lumbricalis*, erstreckt sich schräg distal- und ulnarwärts, vereinigt sich mit dem ulnarsten *Lumbricalis* und inseriert mit diesem an der Dorsalaponeurose. — Bei den vier von mir untersuchten Exemplaren (3 weiblichen und 3 männlichen Händen) habe ich also den Muskel bei den Weibchen nie gefunden, wogegen er bei den Männchen konstant vorkam.

Der genannte Muskel wird von einem Zweig des N. ulnaris + cutaneus medius innerviert. Dieser Zweig geht erst innervierend durch den 3. Lumbricalis hindurch und sendet dann seine Äste zu dem Adductor und dem einzigen M. flex. brev. prof. des 5. Fingers.

Soviel mir bekannt, haben früher Coues (14) (1871. S. 158) und Westling (42) (1884. S. 35.) diesen Muskel beschrieben. Die letztgenannte behauptet freilich, dass Coues den Muskel nicht erwähnt habe und gibt ihrem Muskel den Namen „Contrahens“; mir scheint es aber, als wäre der von Coues als Adductor des 5. Fingers beschriebene Muskel gerade derselbe, obwohl die beiden Befunde voneinander sowie auch von den oben beschriebenen etwas abweichen. So lässt Coues seinen Adductor von dem Centrum der Palma entspringen, während Westling den Contrahens von der Basis des 3. Metacarpale entspringend und an der Radialseite der 1. Phalange des 5. Fingers inserierend gefunden hat.

Mm. flexores breves profundi, (Mm. interossei volares) (Fig. 5). Rechnen wir die oben beschriebenen kurzen Daumenmuskeln mit zu diesen Muskeln, so gibt es im ganzen 9 Mm. flex. brev. prof. Die 4 radialen Finger haben ihrer nämlich je zwei, der 5. Finger nur einen ulnaren. Diese Muskeln entspringen sehnig von den Carpalknochen und von den volaren Carpalligementen. Das erste Paar ist schon als M. flex. poll. brev. prof. genauer beschrieben. Die Sehne des zweiten Paares entspringt etwas ulnar- und dorsalwärts von der des vorigen und wenigstens teilweise von demselben radialen Carpalknochen, wie diese. Das dritte Paar der tiefen Beuger hängt mittelst seiner Ursprungssehne mit einem ziemlich grossen, in der Mitte des Carpus sich befindenden Knochen zusammen. Das vierte Paar, sowie der einzige muskulöse M. flex. brev. prof. des 5. Fingers kommen vom Os pisif. Diese beschriebenen einzelnen Ursprungssehnen entwickeln je einen Muskelbauch, der sich

bald in zwei Portionen (Bäuche) teilt und so einen radialen und einen ulnaren *M. flex. brev. prof.* für die vier radialen Finger bildet. Die ulnarste Ursprungssehne setzt sich aber nur in den ulnaren *M. flex. brev. prof.* des 5. Fingers fort, wobei radialwärts neben diesem ein Bindegewebsstrang gleich einem sehnigen *M. flex. brev. prof.* (vergleiche *Echidna*!) zur radialen Seite des 5. Fingers zieht. — Die kurzen, tiefen Beuger der vier ulnaren Finger entwickeln in der Höhe der Basis der Grundphalangen je eine Endsehne, welche man längs den beiden Seiten der Grundphalange weiter verfolgen kann, bis sie ungefähr in der Höhe der 2. Phalange in die Dorsalsponeurose übergeht. — Wie schon erwähnt, trifft man an der Stelle des radialen *M. flex. brev. prof.* des 5. Fingers nur einen etwas stärkeren Bindegewebsstrang, der sich ungefähr wie ein tiefer Beuger verhält. Bei den männlichen Tieren gibt es ausserdem oberflächlich auf diesem Strange einen kleinen Muskelbauch, der schon als *M. add. dig. V. (?)* beschrieben wurde und der möglicherweise im Verein mit dem soeben beschriebenen bindegewebigen Strange als der radiale *M. flex. brev. prof.* des betreffenden Fingers aufzufassen wäre.

Die *Mm. flex. brev. prof.* des 2. und 3. Fingers sowie die entsprechenden tiefen Flexoren des 1. Fingers werden von dem vom *N. medianus* und *N. cutaneus medius* gebildeten Stamme innerviert; diejenigen der zwei ulnaren Finger versorgt der ulnare Nervstamm, *N. ulnaris + cutaneus medius*. Die für die betreffenden Muskeln bestimmten Nervenzweige gehen erst innervierend durch die volarwärts liegenden *Lumbricales*.

Auch die kurzen tiefen Flexoren (*Mm. inteross. vol.*) sind von den verschiedenen Autoren verschieden beschrieben worden. Meckel (33) (1826 S. 28) hat sie ungefähr so gefunden, wie sie hier oben geschildert sind, die Insertion jedoch etwas anders aufgefasst. — Coues (14) (1871 S. 158), der nur die Interossei der drei mittleren Finger zu den volaren rechnet, verlegt ihren

Ursprung in die Mitte der tieferen Vola, von wo sie divergierend ausgehen. Den ulnaren M. flex. brev. prof. des 5. Fingers nennt er „abductor (or short flexor?)“ und findet seinen Ursprung und Verlauf ähnlich wie ich sie gefunden habe; die Insertion erfolgt nach ihm an der Digitalscheide der 1. Phalange. — Westling (42) (1884 S. 35), welche auch einen radialen Interosseus des 5. Fingers¹⁾ beschreibt, lässt die einzelnen Paare des 2., 3. und 4. Fingers von den entsprechenden Mittelhandknochen ausgehen, und Manner-Smith (29) (1894 S. 700) erwähnt nur beiläufig, dass ein Daumen- und ein Kleinfinger-muskel sowie drei volare Interossei bei Ornithorhynchus vorkommen. Er rechnet wohl jedes einzelne Paar als einen Muskel. — Die Innervation dieser Muskeln hat Westling auch etwas anders gefunden, indem bei den von ihr untersuchten Tieren der N. cutaneus medius gemeinsam mit dem N. ulnaris die Interossei der 3 ulnaren Finger und mit dem N. medianus nur die der 2 radialen Finger versorgt:

Mm. interossei dorsales. Nach Coues (14) (1871, S. 158) sollen bei Ornithorhynchus auch dorsale Interossei vorkommen. Doch beschreibt der genannte Autor sie nicht näher, sondern sagt nur, dass sie schwach entwickelt wären. An den von mir untersuchten Ornithorhynchushänden habe ich jedoch diese Muskeln nicht entdecken können. Freilich befinden sich an der Stelle des Handrückens, wo die dorsalen Interossei zu suchen wären, kleine braune muskelähnliche Bildungen; es konnte aber microscopisch festgestellt werden, dass sie nur aus Fett und Bindegewebe bestehen.

Wie schon aus dem Gesagten hervorgeht, weichen die Nerven der Hand der Monotremen bedeutend ab, von der gewöhnlichen Anordnung derselben in der Hand des Menschen und der anderen Säugetiere. Ausser den bei den Säugern üblichen zwei Nerven N. medianus und N. ulnaris kommt hier noch bei der Innervation der Handmuskeln ein dritter Faktor

1) Nach Westlings Beschreibung zu urteilen, ähnelt der von ihr als radialer Interosseus des 5. Fingers bezeichnete Muskel vollständig den hier als M. add. dig. V. (?) beschriebenen (vergleiche Fig. 4B!).

hinzu, ein Nerv, der von Westling (43) (1890 S. 48) bei *Echidna* *N. cutaneus medius* genannt wird und dessen beide Äste mit dem *N. medianus* und *N. ulnaris* in der Handwurzel zusammenfließen¹⁾. Dazu kommt noch das Verhältnis, dass hier ein *Ramus volaris profundus n. ulnaris* nicht vorhanden ist, sondern dass sowohl die oberflächlichen als auch die tiefsten Muskeln der Hand teils vom *N. medianus* teils vom *N. ulnaris*,

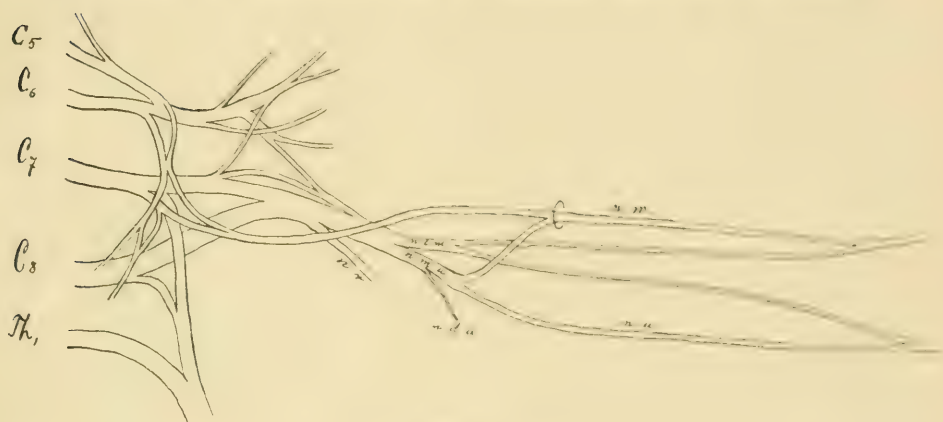


Fig. 6.

Plexus brachialis bei *Ornithorhynchus anatinus*. (Linke Seite) *n.m.* *N. medianus*; *n.u.* *N. ulnaris*; *n.m.u.* *N. medio-ulnaris*; *n.c.m.* *N. cutaneus medius*; *n.r.* *N. radialis*; *n.d.a.* Der Nervenzweig zu dem *M. dorso-antebrachialis*.

nachdem diese beiden sich mit je einem Ast des *N. cutaneus medius* vereinigt haben, versorgt werden²⁾.

Um die Innervationsfrage der hier in Betracht kommenden Muskeln näher zu beleuchten, habe ich auch den Verlauf dieser drei Nerven vom Plexus brachialis ab verfolgt (Fig. 6).

¹⁾ Ob dieser Nerv wirklich motorische Fasern enthält ist mir nicht bekannt.

²⁾ In bezug auf die Anordnung der Blutgefäße sei hier erwähnt, dass wenigstens bei *Ornithorhynchus* auch kein *Arcus volaris superficialis* oder *profundus* existiert (Wiedersheim [44], 1898, S. 362), sondern die Hand von einer *Arteria mediana* versorgt wird.

Bei den Monotremen entspringt der *N. medianus* mit zwei Strängen, von denen der eine, *Craniale* seinerseits wieder in zwei Wurzeln zerfällt, die bei *Ornithorhynchus* von C_5 , C_6 und C_7 , bei *Echidna* von C_5 , C_6 , C_7 und C_8 gebildet werden. Der andere, *caudale* aber gesellt sich zu dem kranialen erst etwas oberhalb des *Foramen supracondyloideum humeri*, welches dem *N. medianus* zum Durchtritt dient. Dieser Strang hat mit dem *N. ulnaris* einen gemeinsamen Ursprungsstamm, *N. medio-ulnaris* (Westling bei *Echidna* (43) 1890 S. 50) und kommt hauptsächlich aus C_7 und C_8 ; er erhält eine geringere Verstärkung von C_5 und C_6 bei *Ornithorhynchus* und von C_7 und C_8 und möglich auch von Th_1 bei *Echidna*.

Nachdem der *N. medianus* durch das *For. suprac. hum.* durchgetreten ist, liegt es zwischen dem *M. biceps brachii*, *M. pronator.* und *M. flex. carp. rad.*, welchen zwei letztgenannten er starke Zweige zusendet. Ungefähr bis auf seine halbe Stärke reduziert setzt nun der Nerv seinen Verlauf zwischen dem *M. flex. carp. rad.* und dem *M. flex. dig. comm. fort.* Nachdem er den letztgenannten Muskel versorgt hat, tritt er zwischen den Sehnen dieses Muskels und des *M. flex. carp. rad.* etwas oberhalb der Handwurzel zutage und vereinigt sich hier mit dem radialen Endast des *N. cutaneus medius*. (Bei *Echidna* geht jedoch vor der Vereinigung ein Ast des *N. medianus* zu den radialen oberflächlichen Muskeln des 1. Fingers (*M. flex. poll. brev. subl.* und *M. abd. poll. brev.* Vergleiche Fig. 1!) Der so gebildete Nerv teilt sich in mehrere Äste, die die folgenden Muskeln innervieren: bei *Echidna* die *Mm. flex. brev. man. dig. II.* und *dig. III.*, die drei radialen *Lumbricalen* (*L. d. II. r.*, *L. d. II u.* und *L. d. III. r.*) den ulnaren und vermutlich auch den radialen Kopf des *M. flex. poll. brev. prof.* samt die beiden kurzen tiefen Beugern des 2. und den radialen des 3. Fingers. Bei *Ornithorhynchus* innerviert der entsprechende Nerv die drei radialen *Mm. flex. brev. man.* (die des 1., 2. und

3. Fingers), die zwei radialen Lumbricales (L. d. III. r. und L. d. IV. r.) sowie die tiefen Flexoren des Daumens und die paarweise geordneten Mm. flex. brev. prof. des 2. und 3. Fingers. — Ein feiner Zweig dieser Nerven verbindet sich in der *Vola manus* mit einem Zweig des von N. ulnaris und N. cutaneus medius gebildeten Nervenstammes.

N. ulnaris (Fig. 6) entspringt von einem Stamm, der von C₇, C₈ und mittelst einer dünnen Anastomose von C₆ und C₅ bei *Ornithorhynchus*, von C₇, C₈ und Th₁ bei *Echidna* gebildet wird. Dieser Stamm entsendet ausser dem genannten Nerven auch den N. radialis, den N. cutaneus medius und den caudalen Wurzelstrang des N. medianus samt einige nicht nach der Hand ziehenden Zweigen. Die distale Wurzel des N. medianus und N. ulnaris bilden einen gemeinsamen Stamm den N. medio-ulnaris (Westling). Nach erfolgter Trennung von der genannten Wurzel des N. medianus, biegt sich der N. ulnaris hinter dem Epic. med. hum., gelangt zwischen den M. flex. dig. comm. und M. flex. carp. uln., welchen beiden er Aste abgibt, tritt dann etwas oberhalb des Os pisif. zwischen diesen beiden Muskeln hervor und vereinigt sich sofort mit dem ulnaren Zweig des N. cutaneus medius. Sodann innerviert der so gebildete Nerv die folgenden Muskeln der Hand bei *Ornithorhynchus* den M. flex. brev. man. dig. IV, den ulnarsten Lumbricalis (L. d. V. r.), den M. add. dig. V. und die Mm. flex. brev. prof. der zwei ulnaren Finger, bei *Echidna* die drei ulnaren Lumbricalen (L. d. III. u., L. d. IV. r. und L. d. V. r.), samt den ulnaren M. flex. brev. prof. des 3. und den radialen des 4. Fingers. Die Innervation der anderen ulnaren inkonstant vorkommenden Mm. flex. brev. prof. ist nicht wahrgenommen worden, sie werden aber vermutlich auch von diesem Nerven versorgt.

Die kurzen Muskeln der Hand verteilen sich bei *Ornithorhynchus* so auf diese beiden Nerven, dass der N. medianus

die Muskeln der drei radialen, der N. ulnaris dagegen die der zwei ulnaren Finger versorgt. Bei *Echidna* läuft die Grenze durch den dritten Finger, so dass die Muskeln der zwei radialen Finger und die auf der Radialseite des 3. Fingers inserierenden sowie auch der M. flex. brev. man. dieses Fingers vom N. medianus, die Muskeln der zwei ulnaren und die auf der Ulnarseite des 3. Fingers inserierenden vom N. ulnaris versorgt werden. Mit diesen beiden Nerven vereinigt sich, wie gesagt je ein Zweig des N. cutaneus medius.

Die Innervation der tieferen Muskeln geschieht auf die Weise, dass die Zweige der innervierenden Nerven erst die oberflächlichen Muskeln versorgen und dann entweder durch diese hindurch oder neben denselben, zwischen ihnen und den Sehnen des langen Fingerbeugers zu den tieferen Muskeln gelangen. Sie sind also direkte Äste der oberflächlich sich befindenden Nerven ohne irgendwie einen gemeinsamen, etwa dem Ramus volaris profundus n. ulnaris der übrigen Säuger entsprechenden Nervenstamm für die tiefen Muskeln zu bilden.

N. cutaneus medius (Westling). Der gemeinsame Stamm, der von dem caudalen Teil des Plexus brachialis ausgeht und unter anderen den caudalen Wurzelstrang des N. medianus und den N. ulnaris absendet (genauer unter dem letztgenannten Nerven beschrieben) bildet auch zugleich die Wurzel des N. cutaneus medius. Dieser teilt sich nach kurzem Verlauf in einen radialen und einen ulnaren Zweig, welche ebenso wie auch der ungeteilte Nerv sehr oberflächlich liegen. Sie verlaufen bei *Echidna* zwischen den Flexoren des Unterarms und dem M. dorsoantibrachialis beim *Ornithorhynchus* zwischen den Flexoren und dem Hautmuskel und vereinigen sich etwas oberhalb der Handwurzel, der ulnare mit dem N. ulnaris, der radiale mit dem N. medianus. Der weitere Verlauf der so vereinigten Stämme ist schon unter den betreffenden Nerven beschrieben.

B. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse für die Monotremen.

Betrachten wir nun alle diese Muskeln der Monotremen zusammen, so bemerken wir, dass die in vieler Hinsicht sehr primitiv organisierten Tiere auch, was die erwähnte Muskulatur anbelangt, manche Merkmale zeigen, die wir als sehr ursprünglich bezeichnen dürfen, obwohl hier andererseits solche Anordnungen gefunden werden, die wieder von einer sogar weitgehenden Entwicklung in einer bestimmten Richtung Zeugnis ablegen. So sehen wir, dass die Muskelfasern auf der Volarfläche des Unterarms schon bei diesen am tiefsten stehenden rezenten Säugern eine weitgehende Spaltung in drei longitudinale Bäuche zeigen. Der radiale derselben spaltet sich distalwärts noch in zwei Endzipfel, die mehr oder weniger voneinander gesondert sind, den *M. pron. ter.* und *M. flex. carp. rad.* Der mittlere Bauch erstreckt sich in der Hand bis zu den Endphalangen der verschiedenen Finger hinab, und der ulnare verläuft als *M. flex. carp. uln.* zum *Os pisif.*

Der radiale von diesen Bäuchen hat bei *Echidna* mehr als bei *Ornithorhynchus* seine Einheitlichkeit bewahrt und man sieht hier seine dorsalen und radialen Fasern, die des *M. pronator teres* längs der distalen Hälfte des Radius sich ungefähr bis zur Handwurzel erstrecken die volaren und ulnaren, die des *M. flexor carpi radialis* dagegen an einem proximalen, radialen Carpalknochen inserieren, von wo sich jedoch distalwärts ziehende Fortsetzungen zur radialen Volarfläche des Carpus weiter ausdehnen. Auf diese Weise sind die beiden Bestandteile nur durch einen, sich von dem Handwurzelgelenke eine Strecke weit proximalwärts ausdehnenden Spalt voneinander gesondert. Bei *Ornithorhynchus* tritt diese Trennung deutlicher hervor, wobei der Spalt sich auch höher aufwärts erstreckt. In beiden Fällen werden die besagten Muskeln auch von einem gemeinsamen Ast des *N. medianus* innerviert.

Der mittlere Bauch, *M. flexor digitorum communis* wird von einem zusammenhängenden Muskel repräsentiert. Eine Differenzierung in einen *M. palm. long.*, *M. flex. dig. long. subl.* und *M. flex. dig. long. prof.* ist hier nicht wahrzunehmen. Nichtsdestoweniger ist der die Flexoren repräsentierende Muskelbauch nicht ganz einheitlich, sondern spaltet sich in verschiedene Ursprungsköpfe. Diese Spaltung deutet aber nicht etwa eine höhere Entwicklung des Muskels an und ist auch kaum als Resultat einer sekundären unvollständigen Verschmelzung mehrerer Unterarmmuskeln, wie z. B. Mc Murrich und Ribbing das Verhältnis erklären, aufzufassen, sondern wird meines Erachtens von anderen Momenten verursacht. So rufen unter anderem die verschiedenen knöchernen Ursprungsstellen, die nicht unmittelbar nebeneinander liegen können, Spaltungen der Muskelmasse hervor, und die zwischen den Muskelfasern hindurchtretenden Nerven und Gefäße schneiden ebensolche mehr oder weniger hervortretenden Spalten in die Muskeln hinein. — Ein sehr eigentümliches Verhalten zeigt der distale, freilich nur sehnig vorkommende Ursprungskopf des langen Flexors, welcher von der Volarfläche der proximalen Carpalknochen entspringt. Dieser Ursprungskopf, der bei den meisten Säugern verschwindet, aber z. B. bei einigen Insectivoren (*Erinaceus* und *Ericulus*) und Edentaten (*Lysiurus*) dennoch vorkommt, sowie der weit distalwärts längs der Volarfläche der Unterarmknochen sich hinziehende muskulöse Ursprung der dorsalen Fasern des genannten langen Beugers, lassen uns vermuten, dass sich die Origo der Flexor-masse der Hand ursprünglich vom *Epic. med. hum.* und von den proximalen Enden der beiden Unterarmknochen längs diesen bis zur Volarfläche der proximalen Carpalknochen erstreckt hat, worauf die distalen Fasern, die sich mit den langen Flexoren vereinigt haben, allmählich verschwunden sind, so dass man nur bei einzelnen Säugern ligamentöse Reste davon findet.

Der gemeinsame Flexor bildet eine starke Sehne, deren

einzelne Fasern durch einen oder zwei in der Sehne sitzende Sesamknochen noch kräftiger miteinander verbunden sind. Die einfache Anwendung der Hand, die kein stärkeres Beugen der einzelnen Finger beansprucht, hat auch die einheitliche Form der Sehne bewahrt.

Der distale Teil des langen Flexors ist aber doch nicht ausschliesslich sehnig, denn auf der Volarfläche der gemeinsamen Sehne trifft man in der Hand ausserdem muskulöse Bildungen, die bei *Ornithorhynchus* regelmässig, bei *Echidna* anomaler Weise vorkommen: das sind die oben beschriebenen *Mm. flexores breves manus*. Diese Muskeln haben bei *Ornithorhynchus* ihre vollkommenste Entwicklung beibehalten. In der Reihe der Säugetiere trifft man dieselben mehr oder weniger reichlich repräsentiert hier und da bis zum Menschen hinauf, bei welchem sie als Varietäten vorkommen. — Was ihre Natur betrifft, so ist man wohl berechtigt anzunehmen, dass sie muskulös bleibende volare, wenn auch nicht volarste Fasern der gemeinsamen Flexormasse in der Vola stellen.

Auf das Schicksal dieser Muskeln kommen wir später zurück; hier sei nur erwähnt, dass dieselben nicht mit dem *M. flex. dig. long. subl.* identisch sind, obwohl die distalen Enden der Sehnen dieses langen Flexors bei Säugern, wo keine *Mm. flex. brev. man.* vorkommen, auch Bestandteile der letztgenannten enthalten.

Ausser diesen Muskelfasern gibt es in der Hand der Monotremen noch andere fleischig vorkommende Fasern der gemeinsamen Flexormasse, die *Mm. lumbricales*. Diese Muskeln sind hier in mancher Hinsicht sehr interessant, kommen aber nur bei *Echidna* in einer mehr entwickelten Form vor. Erstens entspringen sie nicht, den radialen des 1. Fingers bei einer *Echidna* ausgenommen, von der Volarfläche der gemeinsamen Sehne des langen Flexors, sondern tiefer zwischen den einzelnen Endsehnen derselben, ein Verhalten, das vielleicht folgendermassen zu verstehen ist. Die langen Flexoren sind hier nicht

differenziert, sondern werden von der gemeinsamen Flexorsehne und von ihren Endzipfeln repräsentiert. Infolgedessen durften die genannten Sehnen, die Fortsetzungen der Muskelfasern, die bei den anderen Tieren den *M. palm. long.*, *M. flex. dig. long. subl.* und *M. flex. dig. long. prof.* bilden, enthalten. Nun entspringen bei den Säugern die Lumbricales regelmässig von den Sehnen des *M. flex. dig. long. prof.*, also tiefer dorsalwärts als die Sehnen der zwei erstgenannten Muskeln, und so liegen sie auch hier mehr dorsal als die oberflächlichsten Fasern der gemeinsamen Flexorsehne und deren Endzweige. Nachdem der gemeinsame lange Flexor sich in drei Schichten spaltet, wie wir ihm bei den meisten anderen Säugern treffen, fallen dem oberflächlichen Spaltungsprodukt, dem *M. palm. long.*, die oberflächlichsten Fasern, also die *Mm. flex. brev. man.* und ein Teil der Randfingermuskeln zu, während die Lumbricales ihren Zusammenhang mit der tiefsten Schicht der langen Flexoren, dem *M. flex. dig. long. prof.* bewahren. Doch findet man, obwohl seltener, Anomalien, wo die Lumbricales beim Menschen mit dem oberflächlichen langen Fingerbeuger zusammenhängen können. In solchen Fällen, sowie bei der obigen Erklärung im allgemeinen muss man doch neben der Spaltung auch die Möglichkeit der Verschiebung der Muskelfasern in Betracht ziehen.

Ein anderes bemerkenswertes Moment ist das reichliche Vorkommen dieser Muskeln bei *Echidna*, bei welcher man je einen von diesen auf der radialen Seite des 1., auf beiden Seiten des 2., 3. und 4. und auf der radialen Seite des 5. Fingers — obwohl nicht alle in derselben Hand — vorgefunden hat. Das scheint mir auch auf eine primitive Anordnung hinzudeuten, welche nur bei sehr wenigen Arten, mehr oder weniger vollständig erhalten geblieben ist. Bei den meisten verschwindet ein grosser Teil dieser Lumbricales und es bleibt nur eine beschränkte Anzahl erhalten, gewöhnlich wie auch beim Menschen vier, welche an der Radialseite der vier ulnaren Finger inse-

rieren. — Man trifft aber in den verschiedenen Ordnungen der Säugetiere Arten, deren Lumbricales in gewissen Punkten an die der Echidna erinnern. Es sind Fälle, die auf den angenommenen Urtypus zurückzeigen, die eigentümlichen mit zwei Endzipfeln inserierenden Lumbricales, welche nicht selten auch beim Menschen angetroffen werden. (Vergleiche die Untersuchungen von Kopsch (23) 1898 S. 70. und Reinhardt (36) 1902 S. 129.) Bei einigen Arten scheinen sie mehr konstant, bei anderen mehr als atavistische Varietäten vorzukommen und können dann in gewissen Grenzen variieren. Leitet man aber dieselben von einem Urtypus ab, wo es zwischen jedem Finger zwei Lumbricales gibt, so lässt sich die Entstehung der etwa vorhandenen Endzipfel der besagten Muskeln leicht erklären.

Einen ausgeprägten Flexorcharakter erhalten die Lumbricales bei Echidna dadurch, dass sie sich hauptsächlich an der Volarfläche der Phalangen und nur sehr wenig an den Seitenflächen oder der Dorsalaponeurose derselben befestigen. Als reine Flexoren kann man diese Muskeln auf Grund ihrer Insertion nicht mehr betrachten, und besonders bei Ornithorhynchus ist der Flexorcharakter schon verschwunden und die hauptsächlichste Insertion auf die Dorsalaponeurose übergegangen.

Der im Zusammenhang mit den Lumbricales beschriebene radiale Muskel des 1. Fingers der Echidna gibt uns in Verbindung mit den Befunden bei den anderen Säugetieren einen Schlüssel zum Verständnis der Entstehung der oberflächlichen Muskeln des Daumenballens. Als verschiedene Entwicklungsstufen mögen hier die folgenden Echidnabefunde erwähnt sein: 1. Ein einheitlicher, ganz wie ein Lumbricalis aussehender Muskel verläuft von der gemeinsamen Sehne des M. flex. dig. comm. zu der radialen Volar- und Seitenfläche der Basis der 1. Grundphalange. 2. Der Muskel zeigt die gleiche Anordnung und im übrigen den gleichen Bau wie im ersten Falle, ist aber mit einer Längsfurche versehen als Andeutung einer Spaltung.

3. Der Muskel ist aus zwei unvollständig getrennten Bäuchen, einem *M. abd. poll. brev.* und einem *M. flex. poll. brev. subl.* zusammengesetzt. Dieser Muskel oder diese zusammenhängenden Muskelbäuche entspringen entweder von der Volarfläche der Sehne des *M. flex. dig. comm.* oder von dieser Sehne und den radialen Carpalfascien, oder (wie ihn Mivart (34) (1866 S. 389) fand) vom *Os mult. maj.* — Bei *Ornithorhynchus* findet man den oberflächlichen Muskel des 1. Fingers in Form eines charakteristischen *M. flex. brev. man.*; bei *Echidna* ist aber, wie schon gesagt, die radiale Muskelgruppe bzw. der einheitliche Muskelbauch des 1. Fingers wie ein *Lumbricalis* gebildet, entspringt freilich etwas mehr volar als diese. Bei den übrigen Säugern sieht man sie dagegen in einer noch mehr volaren Lage liegen und meistens mit der Sehne des *M. palm. long* zusammenhängen. Der scheinbare Widerspruch gegen die Homologisierung der betreffenden Muskeln in beiden Fällen findet wohl seine Erklärung in der Abspaltung der oberflächlichen Schicht des gemeinsamen Beugers und deren Umwandlung in einen *M. palm. long*. Diesen Vorgang kann man sich, wie schon früher auseinandergesetzt wurde, etwa so vorstellen, dass diejenigen Ursprungsfasern der Daumenmuskeln, welche von der radialen Randpartie der Sehne des gemeinsamen Fingerbeugers entspringen und welche schon bei *Echidna* eine mehr volare Lage als die *Lumbricales* einnehmen, bei der Umbildung der oberflächlichen Flexorfasern zum *M. palm. long* den Zusammenhang mit diesem Teil des ursprünglichen Flexors bewahren. Ausserdem gewinnen die proximalen Ende der Daumenmuskeln neue Ursprünge an der radialen Handwurzelfascie und durch diese an den radialen Carpalknochen — Verhältnisse, die man auch schon bei *Echidna* konstatieren kann. Demgemäss sind die oberflächlichen Muskeln des Daumens als fleischige Fortsetzungen der gemeinsamen Flexormasse im radialen Teil der *Vola manus* aufzufassen.

Von den kurzen Muskeln des 5. Fingers sind die kleinen *M. abd. dig. V.* und *M. add. dig. V.*, die bei *Ornithorhynchus* inkonstant und bei *Echidna* gar nicht angetroffen werden, noch zu erwähnen. Diese beiden Muskeln sind sehr unbedeutend und stellen entweder rudimentäre Reste früher besser entwickelter Muskeln dar, oder stehen hier auf der ersten Stufe ihrer Entwicklung, und kommen deshalb so unregelmässig vor. Der *Abductor* bildet eine direkte Fortsetzung der Sehne des *M. flex. carp. uln.* und liegt auch dem ulnaren *M. flex. brev. prof.* des 5. Fingers, der vom *Os pisif.* entspringt, sehr nahe an. Der sogenannte *Adductor* entspringt entweder von diesem Knochen oder sowohl von diesem als von den volaren *Carpalfascien*, oder, wie *Coues* angibt, nur vom *Centrum* der *Palma* oder nach *Westling* vom 3. *Metacarpale*.

Die tiefsten Muskeln der *Vola*, die *Mm. flex. brev. prof.* (*Mm. inteross. vol.*) bieten auch ihr Interesse dar durch ihr bei *Echidna* äusserst variierendes vorkommen. Die seltnige Umbildung der Muskeln und die hieraus resultierende Entstehung der *Ligamente* ist hier aufs deutlichste festzustellen. — Die vollständig volare Lage, sowie die grosse Anzahl der *Mm. flex. brev. prof.* und der gänzliche Mangel an irgend welchen dorsalen *Mm. inteross.* dürfte als Zeichen der Ursprünglichkeit anzusehen sein.

Eine derartige Anordnung der genannten tiefen Flexoren wie wir sie an der ursprünglichen *Monotremenhand*, wo jeder Finger zwei, also die Hand im ganzen zehn, volare, paarweise zusammenhängende *Mm. flex. brev. prof.* hat, ist als *Urtypus* der tiefen Handmuskeln der Säugetierhand anzunehmen so auch *Aeby* (1) 1860. S. 69.). Von diesen zehn Muskelbäuchen entwickeln sich dann, wie später genauer auseinandergesetzt wird, die beiden Bäuche des tiefen Daumenbeugers, die drei volaren und vier dorsalen *Mm. inteross.* der höheren Säuger und die tiefere Portion des *M. opponens* des 5. Fingers.

Für den sowohl bei *Echidna* als auch bei *Ornithorhynchus*, im Gegensatz zu den übrigen Säugetieren, bestehenden Zusammenhang zwischen den *Mm. flex. brev. prof.* und den Endausbreitungen der Sehnen der beiden Carpalflexoren, habe ich keine plausible Erklärung gefunden.

Dass die Lebensweise der Tiere ihren kräftigen Einfluss auf die Entwicklung der erwähnten Muskeln ausgeübt hat, ist ohne weiteres klar. Wir sehen, wie die plumpgebildete grobe Hand der *Echidna* eine viel einfachere Muskulatur besitzt als die des *Ornithorhynchus*, die feiner ausgebildet ist und zu verwickelteren Zwecken angewendet wird, sowie ferner, dass an der erstgenannten Hand noch eine Reduktion der Muskeln wahrnehmbar ist. So sind die oberflächlichen *Mm. flex. brev. man.* bei *Echidna* schon beinahe ganz verschwunden und kommen nur als äusserst reduzierte muskulöse Reste ausnahmsweise bei den kräftigeren Exemplaren vor. Die Funktion eines solchen Muskels ist auch ohne grössere Bedeutung, sobald die feineren Bewegungen der Finger ausfallen. Ebenso haben sich die *Mm. flex. brev. prof.*, besonders die der ulnaren Finger, als unnötige Muskeln zurückgebildet und verhindern als kräftige Ligamente nur ein allzu weitgehendes Rückwärtsbeugen der einzelnen Finger. Die radialen, die regelmässig muskulös vorkommen, scheinen mehr zum Beugen der entsprechenden Finger benutzt zu werden.

Ein einfaches Verhältnis, das man noch der Anwendung der Hand zuschreiben darf, hat ebenso der Pronator, was seine Lage und Wirkung sowie seinen Zusammenhang mit dem *M. flex. carp. rad.* betrifft, bewahrt. Beim Graben, wo eine kräftige Flexion der Hand und des Unterarms nötig ist, sind alle hier in Betracht kommenden Muskeln in den Dienst dieser Arbeit getreten und infolge dieser ihrer Anwendung sehr stark ausgebildet worden.

In einer mehr vollkommenen Form kommen von den besagten Muskeln der Hand, bei *Echidna* nur die *Lumbricales* vor,

die hier vermutlich beim Graben die einzelnen Finger zusammenhalten, wobei sie wohl ausserdem als Beuger der Finger fungieren.

Die eigentümliche Lageveränderung der Insertion der verschiedenen Muskeln nach den Endphalangen zu, sowie die weitgehende Verkürzung der einzelnen Phalangen sind wohl beides Resultate der Anpassung, die ihre Erklärung in dem einfachen Hebelmechanismus finden.

Die weit grössere Beweglichkeit der Finger des Ornithorhynchus erfordert auch eine höhere Entwicklung der Handmuskulatur. Besonders bemerkenswert sind hier die *Mm. flex. brev. man.*, die nur bei wenigen anderen Säugern eine auch nur annähernd entsprechende Entwicklung zeigen. Die Momente, die die Gestaltung dieser Muskeln bestimmen, sind wohl auch in der Anwendung derselben zu erblicken. Die Verschmelzung ihrer sehnigen Endausbreitungen mit den *Vag. tend.* und ihr eigentümliches Verschwinden in dem Bindegewebe der Schwimnhaut, sowie das Fehlen einer wohlbegrenzten Endsehne deutet darauf hin, dass die betreffenden Muskeln es nicht nur mit den einzelnen Fingern zu tun haben, sondern auch, wie es schon Meckel (33) (1826 S. 28) angeführt hat, irgend eine Einwirkung auf die Schwimnhaut ausüben, indem sie wohl für die feineren Bewegungen derselben Sorge tragen. Es wurde bereits nach Angaben von Autoren, die die Lebensweise des Tieres in der Natur untersucht haben, bemerkt, dass die sich weit über die Krallen erstreckende Schwimnhaut beim Graben zurückgeklappt wird. Wenn dieses nicht ganz mechanisch vor sich geht, was weniger annehmbar erscheint, so können es nur diese Muskeln sein, die die Schwimnhaut „flektieren“.

Die genauer regulierten Bewegungen der Finger, sowohl das Beugen als auch zum Teil das Strecken derselben, liegt zum grossen Teil dem gut ausgebildeten *Mm. flex. brev. prof. ob.* Dass die volaren Muskeln schon hier die neue physiologische Aufgabe, das Strecken der letzten Phalangen, erhalten haben.

zeigt uns die Verschiebung der Insertion zur Dorsalaponeurose. — Die beginnende Sonderstellung der Randfinger, die man bei *Echidna* fast gar nicht bemerkt, tritt auch hier sehr schwach zutage und hat sozusagen erst die ersten Versuche zur Umbildung ihrer Muskulatur eingeleitet (M. abd. dig. V. und M. add. dig. V.). — Im übrigen sind die Finger bei beiden Repräsentanten der Monotremen noch gleichwertig und unterscheiden sich nur durch eine mehr oder weniger kräftige Ausbildung.

Ein sonderbares Verhältnis bietet uns die oben beschriebene Innervation der kurzen Handmuskeln dar, wozu man bei den anderen Säugern nichts Entsprechendes findet. Die gesamte Muskulatur, auch die tiefer liegende, wird entweder vom N. medianus oder N. ulnaris, nachdem sich zu diesen ein dritter Nerv, N. cutaneus medius, der gewissermassen wie ein Zweig des N. ulnaris aussieht, gesellt hat. Wie früher erwähnt, bieten auch die Gefässe (wenigstens bei *Ornithorhynchus*) eine entsprechende Anordnung dar, welches nach Wiedersheim (44) (1898 S. 362) als ein primitives Verhältnis anzusehen ist. Demgemäss dürfte wohl auch eine gleichartige Anordnung der Nerven, sowie der von ihnen innervierten Muskeln als ursprünglich zu betrachten sein (Vergleiche auch Bardeleben (5) 1891 S. 245!) Dieses Verhalten bietet Schwierigkeiten bei der Homologisierung der erwähnten Muskeln mit denen der anderen Säuger, wo der Ramus volaris profundus nervi ulnaris die tieferen Muskeln der Vola innerviert, erleichtert aber vielleicht das Verständnis der von dieser gewöhnlichen Anordnung abweichenden und gar nicht so seltenen zweierlei Innervation der genannten Muskeln (so z. B. beim Hyrax, Elephas und bei einigen Nagern usw., wo ein Teil der Mm. flex. brev. prof. vom N. ulnaris, ein anderer Teil vom N. medianus innerviert wird).

II. Marsupialia.

A. Untersuchungsprotokolle.

Didelphys cancrivora.* *Didelphys azarae.* *Didelphys marsupialis.

Von dem Geschlecht *Didelphys*, welches unter den noch lebenden Beutlern zu den ursprünglichsten gerechnet wird (Weber (41) 1904), sind die oben genannten drei Arten untersucht worden.

Die Hand. Was speziell die Hand anbetrifft, so ist sie, wie Coues (15) (1872 S. 42) beschreibt, im grossen und ganzen der des Menschen ähnlich; doch sind die Randfinger verhältnismässig länger und stärker entwickelt als beim Menschen und der Daumen divergiert weniger von der Achse der Hand und ist weniger opponierbar. Alle fünf Finger sind fast gleich stark entwickelt und liegen ungefähr in demselben Plan. Besonders der 1. sowie auch der 5. von ihnen entspringt etwas höher als die drei mittleren. Sie sind alle mit verhältnismässig starken, an den Seiten zusammengedrückten, gebeugten Krallen versehen. Die Volarfläche der Hand hat gut entwickelte Trittkissen, von denen zwei auf dem Thenar, eins auf dem Hypothenar und je eins auf dem 2., 3. und 4. Metacarpophalangealgelenk sitzen.

Diese Tiere klettern vortrefflich, bewegen sich aber auch ohne Schwierigkeit auf der Erde. Ihre Hände bilden eine eigentümliche Zwischenform zwischen einer Greifhand und einer Hand, wie wir sie bei manchen fünffingerigen Landsäugetieren z. B. bei gewissen Raubtieren finden. Eine grössere Anwendung derselben beim Klettern und Greifen erfordert eine grössere Beweglichkeit der einzelnen Finger, sowie der ganzen Hand, und infolgedessen eine wohl differenzierte Muskulatur.

Muskelbefunde.

M. pronator teres. Dieser kräftige Muskel ist von den anderen Muskeln des Unterarms getrennt und entspringt halb-sehnig von dem radialen Teil des *Epic. med. hum.* und von dem distalen Teil des Humerus. Sein ulnarer dem *M. flex. carp. rad.* zugekehrter Rand ist von Anfang an sehnig und wird erst später distalwärts muskulös. Diese sehnige Oberfläche bekleidet auf ähnliche Weise auch die Dorsalfläche des Muskels. Die radialsten und proximalsten Fasern entspringen direkt muskulös. Von den Fasern des genannten Muskels haben die volaren einen mehr distalwärts gerichteten Verlauf, wogegen die dorsalen mehr schräg radialwärts ziehen und so die vorigen auf der Dorsalseite kreuzen. Näher dem Radius breitet sich der Muskelbauch unter zunehmender Abplattung aus und entwickelt erst auf seiner Volarfläche sehnige Fasern, die allmählich alle Muskelfasern aufnehmen und so eine platte Endsehne des Muskels bilden. Diese befestigt sich längs der radialen Seite des Radius, von der oberen Grenze des mittleren Drittels des genannten Knochens an fast bis zu dessen Ende.

Der *N. medianus* sendet diesem Muskel zwei selbständige Zweige zu. Von ihnen tritt der proximale kräftigere in den dickeren proximalen Teil des Muskels hinein, während der distale für den abgeplatteten distalen Teil bestimmt ist. — Bei *Did. azarae* fand ich nur einen Zweig vom *N. medianus*.

M. flexor carpi radialis liegt an seinem Ursprung dem *M. flex. dig. long.* so nahe an, dass er fast nur wie ein Teil von diesem erscheint. Er liegt zwischen ihm und dem *M. pron. ter.*, entspringt vom *Epic. med. hum.* und läuft erst muskulös, sehr bald aber schon sehnig werdend weiter längs der radialen Volarfläche des Unterarms. In der Höhe der Handwurzel bilden die distalen Unterarmfaszien eine kräftige Scheide für die Sehne, die sodann nach der Hand weiter verläuft. Im distalen Teil der Handwurzel teilt sie sich in zwei Sehnen, sendet eine kürzere,

schwächere Endsehne zum *Os multangulum majus* und eine zweite, längere weiter nach der *Vola*. Die letztgenannte Sehne befestigt sich an der Basis des 2. und weniger an der des 3. Metacarpale. Ausserdem sieht man einige ligamentöse Sehnenzüge sich an dem 1. Metacarpale befestigen und zu einer sehnigen Verdickung im distalen Teil der *Vola* ausbreiten.

Der Muskel wird von einem Zweig des *N. medianus*, der ausserdem den *M. palm. long.* und den radialen epikondylären Kopf des *M. flex. dig. long.* versorgt.

M. palmaris longus liegt zwischen dem *M. flex. carp. uln.* und dem ulnaren epikondylären Kopf des *M. flex. dig. long.*, mit welchen beiden er zusammenhängt. Er schliesst sich proximalwärts den erstgenannten näher an, ist aber weiter distalwärts ganz selbständig. Mit einigen halbsehnigen Fasern entspringt er vom *Epic. med. hum.* und bildet einen schmalen Muskelbauch, der auf dem *M. flex. dig. long.* liegt und schon in der Mitte des Unterarms in seine Endsehne übergeht. Diese Sehne spaltet sich in dorsovolarer Richtung und bildet so zwei Endsehnern. Von diesen verläuft die volare ganz oberflächlich, breitet sich allmählich in die Aponeurose der Handwurzel aus und befestigt sich schliesslich an dem oberen Bauch des *Lig. carp. vol.* Eine kleinere Abzweigung von dieser Sehne setzt sich radialwärts weiter fort und inseriert an einer Knorpelplatte, die die proximalen Enden der Daumenmuskeln bedeckt und frei in den Handwurzelfascien eingewebt ist („*Praepollex*“ Bardeleben); ein ebensolcher etwas stärkerer Sehnenstreifen zieht in der *Anti-brachialaponeurose* zum *Os pisif.* Die dorsale Sehne dieses Muskels verläuft unterhalb des carpalen Querligaments, mit welchem sie nur eine sehr lockere Verbindung eingeht, nach der Volarfläche der Hand zu, wo sie sich ausbreitet und die *Palmaraponeurose* bildet. Diese erhält auch Fasern von dem *Lig. carp. vol.*, also indirekt von der oberflächlichen Sehne des *M. palm. long.*

Während seines Verlaufes hinter dem *Epic. med. hum.* sendet der *N. ulnaris* von seiner Konkavität einen Zweig ab. Dieser läuft anfangs mit dem Hauptstamm zusammen, weicht dann merkbar radialwärts von ihnen ab, sendet kleinere Äste zu dem *M. flex. dig. long.*, läuft zwischen dem letztgenannten und dem *M. palm. long.* weiter distalwärts und verschwindet allmählich in der Muskelmasse des letztgenannten. In allen untersuchten Fällen war die Innervation die gleiche, indem der Muskel stets nur vom *N. ulnaris* versorgt wurde.

M. flexor carpi ulnaris ist ein kräftiger Muskel, der vom *Epic. med. hum.*, vom *Olecranon* und *Corpus ulnae* fast dessen ganzer Länge nach entspringt. Er reicht oben bis zur volaren Medianlinie des Unterarms, hängt hier mit dem *M. palm. long.* zusammen und bedeckt die ulnaren Fasern des *M. flex. dig. long.* An seinem radialen Rande entwickelt der Muskelbauch allmählich die Endsehne, die bei *Did. cancrivora* und *Did. marsupialis* etwas oberhalb des *Os pisif.* vollkommen sehnig wird. Bei *Did. azarae* erreichen die distalsten Muskelfasern nicht die Endsehne, sondern inserieren direkt muskulös am *Os pisif.* oder hängen mit dem Ursprung des *M. abd. dig. V.* zusammen.

Innervation: *N. ulnaris*.

M. flexor digitorum longus sublimis spaltet sich von der sehnigen Oberfläche des ulnaren epikondylären Kopfes des *M. flex. dig. long.* erst im unteren Teil des Unterarms ab, wonach er auf der ulnaren Volarfläche des *M. flex. dig. long. prof.* liegt. Sein kleiner Muskelbauch teilt sich nach kurzem Verlauf in drei Portionen, die bald zu den drei mittleren Fingern je eine dünne Sehne senden. Diese Sehnen verlaufen längs der Volarfläche der entsprechenden Sehnen des tiefen Beugers, von denen sie etwas vor ihrer Insertion perforiert werden. Danach setzen sie sich an der Volarfläche der Basis der 2. Phalange an. Die Sehnen des *M. flex. dig. long. subl.* erhalten je eine Ver-

Fig. 5.



Fig. 6.

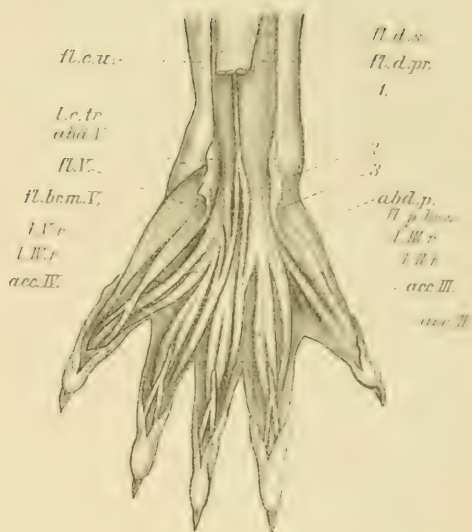


Fig. 9.

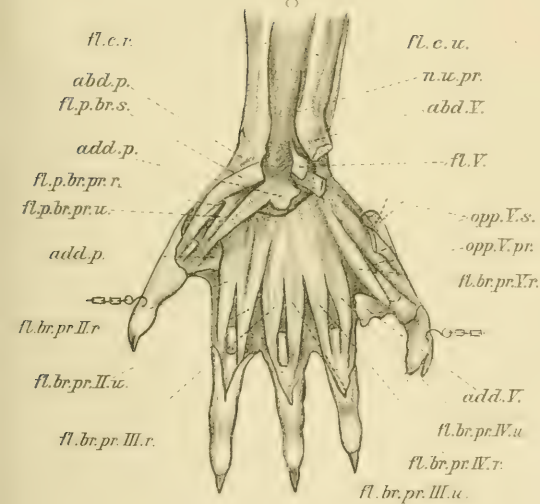


Fig. 11.

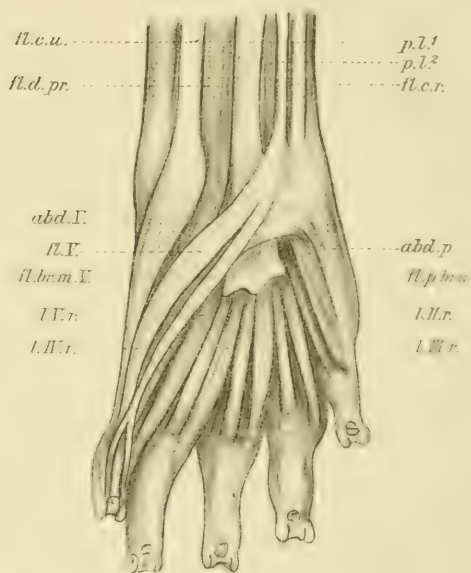


Fig. 10.



stärkung seitens kleiner Muskeln, die an der Hand von der Oberfläche der drei mittleren Sehnen des *M. flex. dig. long. prof.* entspringen. (Siehe unten!)

Innervation: *N. medianus*.

Die zuletzt erwähnten kleinen Muskeln, die als Verstärkung der Fasern des *M. flex. dig. long. subl.* in der Vola sich zu diesen gesellen, sind ganz eigentümlich und, so viel ich weiss, nur für dieses Tiergeschlecht charakteristisch¹⁾. -- Sie entspringen (Fig. 8) von der Volarseite der drei mittleren Sehnen des *M. flex. dig. long. prof.* kurz nachdem diese von der gemeinsamen Sehne ausgegangen sind, laufen schräg volar- und distalwärts und vereinigen sich mit den Sehnen des *M. flex. dig. long. subl.* in der Höhe des Metacarpophalangealgelenkes, wo sie auch mit der *Vag. tend.* zusammenhängen. Die Zahl der Muskeln ist bei den verschiedenen Arten etwas verschieden. Bei *Did. azarae* entspringt von jeder der drei mittleren Sehne ein solcher Muskel, in dessen Bauch jedoch eine undeutliche Doppelteilung, besonders in dem des 4. Fingers, zu sehen ist. Diese Muskeln befestigen sich an der ulnaren und dorsalen Seite der entsprechenden Sublimissehne. — Bei *Did. marsupialis* und *Did. cancrivora* gibt es für den 3. und 4. Finger deutlich zwei verschiedene Muskelbäuche, die sich an beiden Seiten der Sublimissehne befestigen und für den 2. Finger nur einen, der hauptsächlich mit der ulnaren Seite der Sehne des *M. flex. dig. long. subl.* verschmilzt.

Alle diese Muskeln werden vom *N. medianus* innerviert.

Da die erwähnten Muskeln, wie schon angedeutet, kein Gegenstück bei den anderen Säugetieren, einige Wiederkäuer vielleicht ausgenommen, finden, so lässt es sich durch einen Vergleich mit den anderen unmöglich entscheiden, zu welcher

1) Bei einigen Wiederkäuern habe ich freilich Muskelbäuche angetroffen, die vielleicht diesen gleichzustellen sind.

Kategorie dieselben zu rechnen sind. Es gibt eigentlich drei Möglichkeiten, auf die hier etwas näher einzugehen ist.

Erstens liegt ja die Annahme nahe, dass diese Muskeln zu der Gruppe der Lumbricales gehören. Ihr gleichartiger Ursprung sowie die Lage, der Verlauf und wenigstens bis zu einem gewissen Grade auch die Form sprechen ja dafür. Dazu kommt noch, dass ich bei *Did. azarae* an beiden Händen den 1. *M. lumbricalis* mit zwei Insertionsköpfen fand, von denen der eine die gewöhnliche Insertion des *Lumbricalis* hatte, der andere aber sich ganz wie die betreffenden Muskeln an der Sehne des *M. flex. dig. long. subl.* befestigte. Nur die von der gewöhnlichen Anordnung der Lumbricales abweichende Insertion sowie auch die gleichzeitige Existenz der gewöhnlichen Lumbricales stellt einer derartigen Deutung Schwierigkeiten in den Weg. — Zweitens könnte man diese Muskeln als etwas deformierte *Mm. flex. brev. man.* auffassen. Ihre Insertion entspricht ja der der besagten Muskeln, wenn man nur annimmt, dass ihre Endsehnen mit denen des *M. flex. dig. long. subl.* verwachsen sind und mit diesen gemeinsam in zwei Endzipfel, die an der Basis der 2. Phalange inserieren, auslaufen. Eine ähnliche Verwachsung der Sehnen der beiden erwähnten Muskeln (*Mm. flex. brev. man.* und *M. flex. dig. long. subl.*) kann man auch bei manchen anderen Tieren finden, wo diese beiden Muskeln einem und demselben Finger Sehnen zusenden (z. B. bei vielen Raubtieren, bei *Hyrax* usw.). Bei *Didelphys* trifft man noch konstant einen regelmässigen *M. flex. brev. man.* des 5. Fingers an, während an diesem Finger wiederum keine Spur von diesen in Frage stehenden Muskeln zu finden ist. Nur die Lage der auf der Dorsalfläche der Sehnen des *M. flex. dig. long. subl.* sich befindenden Muskeln, und speziell ihr Ursprung zwingt uns, wenn wir diese Auffassung hätten, zur Annahme einer Verschiebung der Muskeln unsere Zuflucht zu nehmen. — Drittens ist der *M. flex. dig. long. subl.* nur im distalen Teil des Unterarms vom

M. flex. dig. long. prof. getrennt und entspringt hauptsächlich von dessen sehniger Oberfläche etwas oberhalb des Carpalkanals. Könnte man sich vielleicht denken, dass diese Muskelbündel, die von den einzelnen Sehnen des tiefen Beugers in Vola manus entspringen, nur distale Ursprungsköpfe des oberflächlichen Beugers bilden? Zugunsten dieser Auffassung spricht auch die gleichartige Innervation.

Von diesen drei Möglichkeiten erscheint mir die zuletzt angeführte am ehesten annehmbar. Der schräge Verlauf der Muskelfasern zwischen beiden Flexorsehnen, die gemeinsame

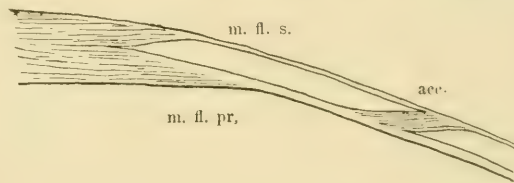


Fig. 7.

Schematische Darstellung des muskulösen Zusammenhanges beider langen Fingerbeuger bei *Didelphys*. m. fl. s. M. flex. dig. long. subl.; m. fl. pr. M. flex. dig. long. prof.; acc. Die accessorischen Muskelbäuche zwischen den einzelnen Sehnen der beiden langen Fingerbeuger in der Hand.

Insertion und die gleichartige Innervation sowie das Vorkommen der erwähnten Muskelbündel nur an denjenigen Fingern, zu denen sich der oberflächliche Flexor verteilt, sind alles Momente, die für diese Auffassung sprechen. Die somit für den Ursprung der Sublimisbündel von der Profundussehne anzunehmende Kontinuitätsunterbrechung dürfte wohl in dem Verlauf der beiden Muskeln durch den engen *Canalis carpi* eine hinreichende Erklärung finden (vgl. Fig. 7).

In der Literatur habe ich bei v. Bardeleben (6) (1894 S. 360) eine kurze Beschreibung dieser Muskeln gefunden. Der genannte Forscher erwähnt sie unter den *Lumbricales*, ohne sie jedoch direkt zu den „wahren *Lumbricales*“ zu zählen. Er

meint, sie könnten vielleicht für das Vorkommen der zweiköpfigen Lumbricales bei den höheren Säugern und dem Menschen eine Erklärung geben. Auch Ribbing (37) (1908 S. 617) hat diese Muskeln bei *Didelphys* beobachtet. Er führt diese näher zu dem *M. flex. dig. long. subl.* Sonst habe ich keine andere Beschreibung dieser Muskeln gefunden, obwohl dieselben bei allen von mir untersuchten *Didelphys*exemplaren regelmässig vorhanden waren.

M. flexor digitorum longus profundus, der teils unterhalb der oben beschriebenen Muskeln liegt und mit seinem epikondylären Kopf bis zur Volarfläche des Unterarms reicht, steht mit dem *M. palm. long.* und *M. flex. carp. rad.* in Zusammenhang. Er lässt sich in vier Ursprungsköpfe zerlegen. Von diesen entspringen die zwei volaren, ein radialer und ein ulnarer nebeneinander vom *Epic. med. hum.*; von den beiden tieferen nimmt der radiale von der Volarfläche des Radius und der ulnare von der Volarfläche der Ulna seinen Ursprung. Diese Ursprungsköpfe, die nicht vollständig voneinander isoliert sind, entwickeln je eine Sehne, die ungefähr bis zum Carpalkanal getrennt verlaufen. Von der Volarfläche der Sehne des ulnaren epikondylären Kopfes spaltet sich erst im distalen Teil des Unterarms der *M. flex. dig. long. subl.* ab, und bald darauf vereinigen sich die genannten Ursprungsköpfe und bilden so eine einheitliche Sehne des *M. flex. dig. long. prof.*, die sich in der Vola in fünf Endsehnen spaltet. Diese verlaufen zu den Endphalangen der fünf Finger und befestigen sich an deren Basen.

Der *N. medianus* versorgt die beiden radialen und einen Teil des tieferen ulnaren Kopfes; der *N. ulnaris* sendet seine Zweige zu dem letztgenannten und zu dem ulnaren epikondylären Kopf.

M. flexor brevis manus digiti V. (Fig. 8). Dieser deutlich hervortretende Muskel entspringt von der Sehne des *M. palm. long.* und vom *Lig. carp. transv.*, an welchem man

sehnige Fortsetzungen des Muskels bis zur radialen Carpal-eminenz und zum distalen Ende des Radius verfolgen kann, während andererseits einige seiner Muskelbündel sich längs dem distalen Rande des genannten Ligaments radialwärts ausdehnen und hierdurch ebenso wie von der Radialseite her der *M. abd. poll. brev.* zu der muskulösen Beschaffenheit dieses Randes beitragen. Der lange schmale Muskelbauch legt sich dem radialen Rande des *M. flex. dig. V. brev.* nahe an, läuft so nach dem fünften Finger zu, wo er in der Höhe des Metacarpophalangealgelenkes (bei *Did. azarae* schon früher) sehnig wird und sich in zwei Endzipfel teilt, zwischen denen die entsprechende Sehne des tiefen Fingerbeugers hindurchläuft, worauf die beiden Endzipfeln schliesslich an der Basis der 2. Phalange inserieren. Seine Endsehne breitet sich ausserdem mehr oder weniger deutlich in der *Vag. tend.* aus, so dass es bei einigen Exemplaren schwer ist, die einzelnen Endzipfel zu verfolgen.

Innervation: *Ramus volaris superficialis nervi ulnaris.*

Brooks (9) (1885–86 S. 649) hat denselben Muskel bei *Did. virginiana* beschrieben und auch Bardeleben (6) (1894 S. 360) erwähnt ihn bei *Did. marsupialis*.

Mm. lumbricales (Fig. 8). Bei den untersuchten Tieren habe ich stets vier *Mm. lumbricales* gefunden, die der Lage nach denen des Menschen entsprechen. Sie entspringen bei den verschiedenen Arten etwas verschieden (vielleicht auch individuelle Eigentümlichkeiten). — Bei *Did. azarae* entspringen diese Muskeln zwischen je zwei Sehnen des *M. flex. dig. long. prof.* sowie von dem distalen Teil der Volarseite der gemeinsamen Sehne. — Bei *Did. marsupialis* entspringen sie alle von der Teilungsstelle der Sehne des tiefen Flexors. An der rechten Hand hatte der erste Lumbricalis (*L. d. II. r.*) ausser dem oben erwähnten noch einen höheren Ursprungskopf, der fleischig längs der Rinne, die die Grenze der für den 1. und 2. Finger bestimmten Sehnen markiert, aufwärts bis oberhalb des Carpal-

kanals verläuft. Der dritte Lumbricalis (L. d. IV. r.) hat ebenso einen höheren Ursprungskopf, der sehnig im Antibrachium zwischen den Mm. flex. dig. long. subl. und prof. entspringt. (An der linken Hand dieses Tieres waren die Blutgefäße früher präpariert, wobei diese Verhältnisse etwas zerstört worden waren.) — Bei *Did. cancrivora* (Fig. 8), wo die betreffenden Muskeln auf beiden Seiten ähnlich gebaut waren, hatten sie je einen tieferen Ursprungskopf zwischen den Sehnen des M. flex. dig. long. prof. Ausserdem entspringt der 1. von diesen (L. d. II. r.) noch mit einem höheren Kopf, ganz wie bei *Did. marsupialis*, aber sehnig von der Volarfläche der ungeteilten Sehne des tiefen Flexors ungefähr längs der Furche, die die Grenze zwischen der 1. und 2. Endsehne des genannten Muskels bezeichnet. Das zweite (L. d. III. r.) erhält Zuwachs von einer Sehne, die im Antibrachium unter Bedeckung des M. flex. dig. long. subl. etwa an der Stelle entspringt, wo dieser sich von der Sehne des M. flex. dig. long. prof. trennt. Diese Sehne teilt sich in zwei, von denen die ulnare für den 3. (L. d. IV. r.), die radiale für den 2. Lumbricalis bestimmt ist. Die letztgenannte Sehne, die zu dem 2. Lumbricalis geht, stellt ungefähr in der Mitte ihres Verlaufes einen kleinen spindelförmigen Muskelbauch dar, setzt sich dann eine Strecke sehnig weiter fort, wird darauf wieder muskulös und verschmilzt dann mit dem tieferen Ursprungskopf. Der 3. Lumbricalis hat ausser dem wohl gesonderten tieferen Kopf von der Teilungsstelle der Flexorsehne noch einen mit zwei sekundären Ursprungszipfeln entspringenden Kopf. Der oben beschriebene ulnare Endzipfel jener Sehne, die den proximalsten Ursprung des 2. Lumbricalis liefert, bildet den einen sekundären Ursprungszipfel; der andere entspringt direkt von der Oberfläche der noch gemeinsamen Sehne des M. flex. dig. long. prof. im Carpalkanal. Diese beiden laufen zusammen und bilden den proximalen Kopf des 3. Lumbricalis. Der 4. Lumbricalis (L. d.

V. r.) entspringt nur von dem volaren Teil der Sehne des M. flex. dig. long. prof.

Die auf diese Weise entspringenden Muskeln inserieren an den radialen Seitenflächen der Dorsalaponeurose der 4 ulnaren Finger ungefähr in der Höhe des 1. Interphalangealgelenkes und hängen auch mit der radialen Seitenfläche der Grundphalangen zusammen. Bei *Did. azarae* hat der 1. Lumbricalis ausserdem einen zweiten Insertionskopf, der sich an der zu dem 2. Finger gehörenden Sehne des M. flex. dig. long. prof. befestigt.

Die drei radialen Lumbricales werden vom N. medianus, der 4. vom Ramus volaris profundus nervi ulnaris innerviert.

Bardleben (6) (1894 S. 361) schreibt der *Did. marsupialis* noch einen Lumbricalis zu, der von der Radialseite der Sehne des 3. Fingers entspringt und an der Ulnarseite des 2. Fingers inseriert; er hat also ausser den accessorischen Köpfen des M. flex. dig. long. subl. (siehe oben!) zwischen den Sehnen des 2. und 3. Fingers zwei Lumbricales gefunden.

Da es mir nicht möglich gewesen ist mehr als ein Tier von jeder der drei Species zu untersuchen, so kann ich auch nicht sagen, ob die vom Autibrachium herstammenden Köpfe der Lumbricales regelmässig vorkommen oder ob sie nur zufällige Varietäten, wie man sie von diesen Muskeln so oft beim Menschen findet (Kajava (21) (1908), darstellen. In der Literatur betrachtet man gewöhnlich als Ursprünge der besagten Muskeln bei Didelphen nur die vier ulnaren Sehnen des M. flex. dig. long. prof. (Bronn (8) (S. 832) nach den Arbeiten von Young, Cunningham und Brooks). Doch erwähnt Coues (15) (1872 S. 121), dass diese Muskeln bei *Did. virginiana* ausser den gewöhnlichen volaren Ursprüngen zuweilen noch andere besitzen, die höher von der gemeinsamen Sehne des M. flex. dig. long. prof. entspringen und vermittelt einiger Fasern auch mit den Sehnen des M. flex. dig. long. subl. in Zusammenhang

stehen, so dass diese Anordnung jedenfalls häufig vorzukommen scheint.

Auch der Umstand, dass die angetroffenen Verhältnisse auf beiden Seiten der untersuchten Tiere (wo sich solches konstatieren liess) gleich gefunden wurden, spricht für eine gewisse Stabilität in der Anordnung derselben.

M. abductor pollicis brevis (Fig. 8 u. 9) liegt sehr oberflächlich auf der Radialseite des Daumenballens, radial vom *M. flex. poll. brev. subl.*, den er teilweise bedeckt. Seine ulnarsten Fasern entspringen vom *Lig. carp. transv.*, wo man die sehnigen Fortsetzungen des muskulösen Ursprunges neben demjenigen des *M. flex. poll. brev. subl.* weit ulnarwärts ziehen und hier an der Ulnarseite des genannten Bandes mit Fasern der Muskeln des Kleinfingerballens sich verflechten oder gerade zu diesen hinlaufen sieht. Die radialen Fasern des Muskels entspringen von den Ausstrahlungen der Sehne des *M. palm. long.* und von einer Knorpelplatte („*Praepollex*“ Bardeleben), die u. a. mit der Sehne des *M. palm. long.*, wie unter diesem Muskel beschrieben ist, zusammenhängt. Die tieferen Fasern entspringen noch von den radialen Ligamenten der Handwurzel und vom *Os naviculare*. — Alle diese Fasern bilden einen Muskelbauch, der mit dem *M. flex. poll. brev. subl.* zusammenhängt, aber doch deutlich von ihm zu isolieren ist. — Bei *Did. marsupialis* sind diese beiden Muskeln sehr innig miteinander verbunden und bilden dort eine Muskelmasse, die sich nur andeutungsweise in zwei Portionen zerlegen lässt. In der Höhe des Metacarpophalangealgelenkes gehen die meisten Muskelfasern in eine Sehne über, die sich teils mit den Fasern des kurzen Beugers vereinigt, teils an der radialen Seite der Basis der 1. Grundphalange befestigt und von da einige oberflächlichste Fasern zur Extensoraponeurose sendet. Bei *Did. marsupialis* habe ich auch eine Insertion an dem distalen Ende des 1. Metacarpale angetroffen.

Der *N. medianus* innerviert den genannten Muskel; bei *Did. marsupialis* zweigt sich der innervierende Ast schon hoch im *Antibrachium* vom Nervenstamm ab.

Coues (15) (1872 S. 121) beschreibt die oberflächlichen Muskeln des Daumens (*M. flex. poll. brev. [subl.]* und *M. abd. poll. brev.*) als eine zusammenhängende Masse, wo man einige teilweise isolierte Fasern als den kurzen Flexor unterscheiden kann.

M. flexor pollicis brevis sublimis (Fig. 8 und 9) hängt mit dem vorigen Muskel, wie oben beschrieben, mehr oder weniger innig zusammen. Er entspringt vom *Lig. carp. transv.*, so dass seine Fasern hier teilweise unter der von der Ursprungssehne des Abduktors sowie der des *M. flex. dig. V. brev.* und *M. flex. brev. man. dig. V.* gemeinsam gebildeten volaren Schicht des *Lig. carp. transv.* verschwinden (besonders deutlich bei *Did. cancrivora*). Ausserdem entspringt der Muskel auch von den radialen, distalen Carpalknochen (*Os mult. maj.*). Er verläuft teilweise von dem Abduktor bedeckt und mit diesem besonders näher der Insertion mehr oder weniger zusammenhängend zur Basis der 1. Grundphalange, wo er an der Radialseite inseriert.

Innervation: *N. medianus*.

M. flexor pollicis brevis profundus (Fig. 9). Dieser Muskel, der auch etwas mit dem vorigen zusammenhängt, ist bei *Did. cancrivora* deutlich zu unterscheiden. Er liegt unter jenem Muskel und entspringt von demselben Carpalknochen (*Os mult. maj.*) wie er. Nach kurzem Verlauf teilt er sich in zwei Endköpfe, *Caput radiale* und *Caput ulnare*. Jeder derselben inseriert auf seiner Seite an der Volarfläche der Basis der Grundphalange. — Bei den anderen untersuchten *Didelphysarten* war dieser tiefe Beuger nicht so deutlich zu unterscheiden, doch gelang es mir auch bei *Did. azarae* die zwei Köpfe, wenn auch nicht mit voller Sicherheit, zu isolieren.

Die Innervation dieses tiefen Flexors ist nicht sicher nachgewiesen worden. Bei *Did. cancrivora* habe ich indessen einige dünne Zweige des *Ramus volaris profundus nervi ulnaris* soweit radialwärts am *M. add. poll.* vorbei verfolgen können, dass es kaum einem Zweifel unterliegt, dass wenigstens der ulnare Kopf des tiefen Flexors seine Innervation von diesem Nerven erhält.

M. opponens pollicis. Diesen Muskel habe ich nicht bei den untersuchten Didelphysarten finden können und auch nach Bronn [8] (S. 832) soll er bei *Didelphys* fehlen. Nur die bei *Did. marsupialis* erwähnten tiefen Fasern des *M. flex. poll. brev. subl.*, die an der radialen Seite des distalen Endes des 1. Metacarpale inserieren, können wohl als Bestandteile des genannten Muskels, vielleicht als eine beginnende Differenzierung desselben aufgefasst werden. Coues [15] (1872, S. 121) beschreibt aber als *M. opp. poll.*, bei *Did. virginiana* einen kleinen von den miteinander zusammenhängenden oberflächlichen Daumenmuskeln ganz getrennten Muskelbauch, der sich an der radialen Seitenfläche der Basis der 1. Grundphalange ansetzt.

M. abductor digiti V. (Fig. 8 und 9) ist ein gut entwickelter Muskel, der längs der ulnaren Seite der Hand verläuft. Er entspringt vom *Os pisif.* sowie von den über diesem Knochen verlaufenden Fortsetzungen der Sehne und der Sehnenscheide des *M. flex. carp. uln.* und von den Ausbreitungen der Sehne des *M. palm. long.* Die ulnarsten Fasern des genannten Muskels erstrecken sich muskulös längs der ulnaren Seite des *Os pisif.* bei *Did. cancrivora* so weit proximalwärts, dass sie beinahe die distalsten Muskelfasern des genannten Carpalflexors erreichen. Die beiden Muskeln hängen jedoch nicht direkt zusammen, denn man unterscheidet zwischen ihnen immer eine sehnige Inskription. Der Muskelbauch, der durch Zusammenfluss dieser Fasern entsteht, verläuft erst eine Strecke muskulös weiter, wobei er sich mit einem anderen vom *Lig. carp. transv.* und vom *Hamulus oss. hamat.* entspringenden Muskel, der später unter dem *M. oppon. dig. V.* beschrieben wird, vereinigt. Bald darauf setzen sich an diesen gemeinsamen Muskel noch Fasern des *M. flex. dig. V. brev. an.* Etwas oberhalb des Metacarpophalangealgelenkes entwickelt der Muskel seine Endsehne, die sich

an der ulnaren Seitenfläche der Basis der 5. Grundphalange und an der Dorsalaponeurose befestigt.

Innervation: Ramus volaris profundus nervi ulnaris.

M. flexor digiti V. brevis (Fig. 8 u. 9) nimmt seinen Ursprung teils von der volaren Palmarisselne, hauptsächlich aber doch vom Lig. carp. transv., wo man die Züge der Ursprungssehne bis zur radialen Seite der Handwurzel und dort den M. flex. poll. brev. subl. überbrückend bis zum M. abd. poll. brev. verfolgen kann. Der Muskel besitzt keine direkten Knochenursprünge. Er läuft distalwärts auch etwas mit der Abductorsehne zusammen, breitet aber die Hauptmasse seiner Fasern auf der ulnaren Seite der Volarfläche der Basis der 5. Grundphalange, wo er inseriert, aus.

Innervation: Ramus volaris profundus des N. ulnaris.

M. opponens digiti V. (Fig. 9 u. 10). Zu diesem Muskel kann man zwei durch den Ramus volaris profundus des N. ulnaris voneinander getrennte Muskelbäuche zählen, von denen der volare schon bei der Besprechung des M. abd. dig. V. kurz erwähnt wurde. Dieser Muskelbauch ist kein typischer Teil des M. opponens, dürfte aber wegen seiner Lage und Verlaufsrichtung am ehesten zu diesem Muskel hinzuführen sein. Er liegt unter dem M. flex. dig. V. brev. und entspringt mit diesem ein wenig zusammenhängend vom Lig. carp. transv. und vom Hamulus oss. hamat., wobei seine Ursprungsfasern auch mit dem tiefen Teil des Opponens in Berührung kommen. Sein kleiner Muskelbauch verläuft schräg distal- und ulnarwärts über den Ramus volaris profundus des N. ulnaris hinweg, längs der Oberfläche des tiefen Bauches des Opponens, vereinigt sich mit der Dorsalfläche der Sehne des M. abd. dig. V. und inseriert mittelst dieser an der ulnaren Seitenfläche der Basis der Grundphalange sowie an der Dorsalaponeurose des 5. Fingers, wobei er auch einige Fasern zur ulnaren Seite des Endes des entsprechenden Metacarpale sendet.

Der tiefere Kopf des *M. oppon. dig. V* wird vom ulnaren *M. flex. brev. prof.* dieses Fingers gebildet. Dieser Muskel entspringt gemeinsam mit dem entsprechenden radialen tiefen Beuger vom *Hamulus oss. hamat.* und von der Basis des 5. Metacarpale. Er verläuft unter dem *Ramus volaris profundus* des *N. ulnaris* durch und vereinigt sich mit der Insertion des oberflächlichen Bauches des *Opponens*, mit dem er also an der ulnaren Seite des Endes des 5. Metacarpale und an derselben Seite der 5. Grundphalange inseriert. Trotz seiner etwas eigenartigen Insertion sieht der Muskel doch ganz aus wie ein *M. flex. brev. prof.*

Der oberflächliche Bauch wird von einem Zweig des *Ramus volaris profundus* des *N. ulnaris* innerviert, der durch diesen hindurch zum *M. flex. dig. V. brev.* geht; der tiefere Bauch erhält mit dem radialen *M. flex. brev. prof.* des 5. Fingers einen gemeinsamen Zweig desselben Nervenstammes.

Coues (15) (1882 S. 122) beschreibt auch einen *M. oppon. dig. V.*, meint aber damit den Muskel, der hier oben als *M. abd. dig. V.* bezeichnet worden ist.

Ausser dem *Flex. brev. man. dig. V.*, *Flexor brev.* und *opponens* des 5. Fingers beschreibt v. Bardeleben [6] (1894, S. 360) noch einen Muskel, der vom *Os pisif.* und vom *Lig. carp. transv.* entspringt und am 5. Metacarpale inseriert, und nennt ihn „*Pisometacarpus*“. Einen entsprechenden Muskel habe ich nicht gefunden; da aber Bardeleben den *Abductor* nicht erwähnt, so ist es höchst wahrscheinlich, dass der betreffende Muskel in der Tat nur als ein anomaler *Abductor* aufzufassen ist.

Die Adduktoren sind bei Didelphen wie bei den meisten der untersuchten Marsupialier sehr gut entwickelt und bedecken fast vollständig die darunter liegenden *Mm. flex. brev. prof.*, von denen sie durch den *Ramus volaris profundus n. ulnaris* getrennt sind. Dieser Muskeln gibt es 4, welche in zwei Schichten liegen, so dass die stärksten, diejenigen des 1. und 5. Fingers, die proximalen Teile der schwächsten, derjenigen des 2. und 4. Fingers, bedecken.

M. adductor pollicis ist ein platter breiter Muskel, der die radiale tiefere Vola bedeckt. Er entspringt von den radialen Carpalligamenten bis zur Nähe der Basis des 3. Metacarpale und längs der ganzen Länge einer Raphe, die sich von dieser Stelle an der Mittellinie der Hand entlang distalwärts erstreckt. — Die Raphe kommt so zustande, dass die distalsten Muskelfasern der Adductoren der beiden Randfinger nicht vom Carpus entspringen, sondern sich weiter über den kurzen tiefen Flexoren distalwärts verschieben und dabei unter Bildung einer sehnigen Inscriptio untereinander zusammenflechten. Eine Verstärkung erhält die Raphe noch seitens der Adductoren des 2. und 4. Fingers. Die so gebildete Raphe läuft, wie schon gesagt, in der Richtung des dritten Metacarpale volar von den *Mm. flex. brev. prof.* des entsprechenden Fingers, ohne mit diesen zusammenzuhängen und endet etwa in der Höhe des 3. Metacarpophalangealgelenkes, von dem unterliegenden Gewebe isoliert. — Der von den gesagten Ursprungsstellen entspringende Adductor des Daumens bildet eine einheitliche, dreieckige Muskelplatte, die unter Konvergenz der Fasern nach der Basis des 1. Fingers zu dicker werdend schmal ausläuft. Nur bei *Did. marsupialis* habe ich eine undeutliche Zweiteilung dieses Adduktors gesehen. Die Insertion des Muskels findet an der ulnaren Seitenfläche der Basis der Grundphalange statt, wobei einige sehnige Fortsetzungen noch bis zur Dorsalaponeurose verfolgt werden können.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

M. adductor digiti II. Wie schon gesagt, liegt dieser Muskel wie auch der folgende anfangs dorsaler als die Adductoren der beiden Randfinger. Er entspringt von der Radialseite der gemeinsamen Raphe auf der Dorsalfläche der vorigen, sowie von einem kleineren Teil des Carpus dicht neben der Basis des 3. Metacarpalknochens und bildet ebenfalls eine dreieckige Muskelplatte, deren distale Spitze unter dem distalen Rande des vorigen Muskels zwischen den *Mm. flex. brev. prof.* des 2. und

3. Fingers hervortritt, um bald darauf an der Ulnarseite der Basis der 2. Grundphalange neben dem entsprechenden *M. flex. brev. prof.* zu inserieren.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

M. adductor digiti IV. ist der kleinste Adductor und kann bei einigen Exemplaren leicht übersehen werden, da er noch dazu fast ganz unter dem *M. add. dig. V.* liegt. Er entspringt von der ulnaren Seite des distalen Abschnittes der Raphe auf der Dorsalseite des letztgenannten Muskels, mit dem er wenigstens bei *Did. cancrivora* etwas zusammenhängt. Seine Fasern konvergieren nach der Basis des 4. Fingers und inserieren, bald nachdem sie unter dem Adductor des 5. Fingers sichtbar werden, an der radialen Seitenfläche der Basis der Grundphalange.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

M. adductor digiti V. entspricht nach seiner Lage und Grösse ungefähr dem Adductor des Daumens, mit welchem er die oberflächliche Schicht der Adductoren bildet, indem er den vorigen Muskel bedeckt. Er entspringt von den ulnaren Carpal-ligamenten und von der Raphe, durch deren Vermittelung seine Fasern mit denen des *M. add. poll.* und *M. add. dig. II.* zusammenhängen. Die einheitliche Muskelplatte, die mit konvergierenden Fasern distal- und ulnarwärts nach dem 5. Finger verläuft, inseriert an der radialen Seitenfläche der Basis der entsprechenden Grundphalange und sendet unbedeutende Fortsetzungen bis zur Extensoraponeurose.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

Mm. flexores breves profundi (Mm. interossei volares) (Fig. 9). Von diesen Muskeln wurden schon drei wegen ihrer Spezialstellung früher beschrieben, nämlich die beiden Köpfe des *M. flex. poll. brev. prof.* und der tiefe Kopf des *M. oppon. dig. V.* Ausserdem hat der 5. Finger auch einen radialen und die 3 mittleren je zwei von diesen Flexoren, so dass man

auf diese Weise für jeden Finger ein Paar von den genannten Muskeln findet. Sie hängen alle paarweise zusammen und entspringen so von den distalen Carpalligamenten und -Knochen, sowie von den proximalen Enden der Metacarpalien auf der Dorsalseite der Ursprungsstelle der Adductoren. Die drei mittleren Paare bilden dabei eine auf der Volarfläche der Basen der drei mittleren Metacarpalknochen liegende gemeinsame Muskelplatte. In dieser kann man jedoch die Faser der einzelnen Muskelbäuche gut verfolgen und sie auch teilweise von denen der benachbarten isolieren. Ausserdem empfängt der zum ulnaren Rande des 2. Fingers tretende Muskel einen radialen Kopf, der zusammen mit dem radialen *M. flex. brev. prof.* desselben Fingers entspringt. Diese drei Muskelpaare liegen dazu etwas mehr dorsal als die entsprechenden Muskeln des 1. und 5. Fingers, die sich annähernd in demselben Niveau wie die Adductoren befinden, aber, wenigstens die des 5. Fingers, durch den *Ramus vol. prof. n. ulnaris* deutlich von diesen getrennt sind. Jedes Paar teilt sich schon oberhalb der Mitte des entsprechenden Metacarpalknochens in seine Endzipfel und inseriert dann an beiden Seiten der Volarfläche der Basis der entsprechenden Grundphalange, wobei die Endzipfel auf die Seitenfläche derselben etwas übergreifen. (Die Insertion der drei erstgenannten Muskeln des 1. und 5. Fingers ist schon früher beschrieben.) — Die Lage dieser Muskeln in der Vola ist nicht ein einfaches Nebeneinanderliegen, sondern die Fasern der einen Muskeln bedecken teilweise die der anderen, wahrscheinlich infolge einer Verschiebung, die an ihrem Ursprung stattgefunden hat. So hat der ulnare Kopf des ulnaren *M. flex. brev. prof.* des 2. Fingers sich ulnarwärts teilweise über den Ursprung des radialen *M. flex. brev. prof.* des 3. Fingers verschoben. Infolgedessen liegt der letztgenannte deutlich tiefer als der erstere. Auch der radiale des 4. Fingers überlagert etwas den ulnaren desselben Fingers sowie den ulnaren des vorigen. Der ulnare *M. flex. brev. prof.* des 4. Fingers tritt nur mit einen

schmaleren Teil seiner Oberfläche bis ins Niveau der Volarfläche der übrigen kurzen tiefen, Beuger empor.

Die genannten Muskeln der 4 ulnaren Finger werden alle von Zweigen des Ramus volaris profundus n. ulnaris, der zwischen ihnen und den Adductoren verläuft innerviert.

Mm. extensores breves manus (Mm. interossei dorsales (Fig. 10). Diese Muskeln, vier an der Zahl, sind vollständig — die distalste Insertion einiger derselben ausgenommen — von den vorigen getrennt und liegen ganz dorsal von ihnen, so dass man sie erst nach Entfernung der volaren Muskeln von der Volarseite her sehen kann. — Der erste entspringt von einem Sehnenbogen, der sich von der Ulnarseite der Basis des ersten Metacarpale bis zu dessen Ende ausspannt, von der Basis des 1. und mit einigen Fasern von der des 2. Metacarpale sowie von dem angrenzenden Teil des Carpus. Sein so gebildeter starker Muskelbauch läuft ganz von dem entsprechenden M. flex. brev. prof. des 2. Fingers getrennt, nach der Basis der Grundphalange zu, und inseriert dorsalwärts von der Insertion des genannten tiefen Beugers, mit dessen Sehne etwas zusammenhängend an der radialen Seitenfläche der Phalange, wobei er auch zu Dorsalaponeurose kräftige Fasern sendet. — Der zweite und dritte M. ext. brev. man. liegen zwischen dem 2. und 3. bzw. 3. und 4. Metacarpalknochen. Sie entspringen von den proximalen Teilen der einander zugekehrten Ränder dieser Knochen und teilweise vom Carpus. Ihre Fasern konvergieren nur wenig, denn die beiden Muskeln inserieren je an einem Sehnenbogen, der sich zwischen den Köpfchen der genannten Metacarpalien und den entsprechenden Metacarpophalangealgelenken ausspannt, doch so, dass die meisten Bündel beider Muskeln näher dem Kopf des 3. Metacarpale inserieren. — Der vierte M. ext. brev. man. entspricht nach seiner Form dem ersten. Er entspringt vom radialen Rande des 5. und etwas vom ulnaren des 4. Metacarpale sowie von dem benachbarten Teil des Carpus, läuft distal-

Fig. 12.

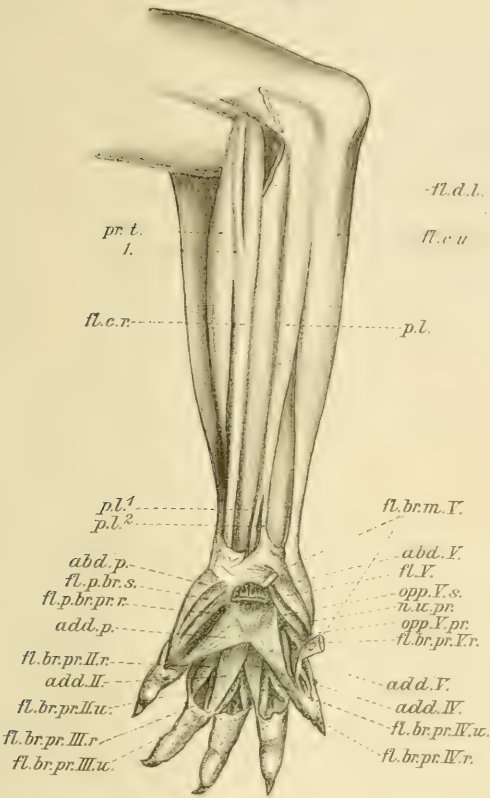


Fig. 13.

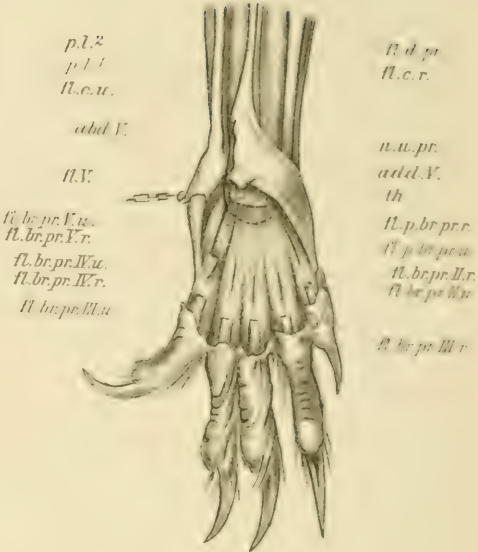


Fig. 16.

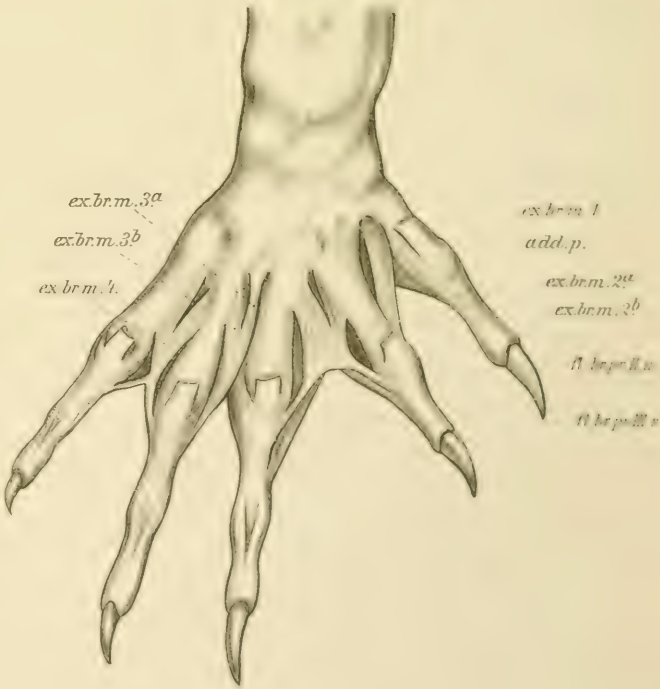
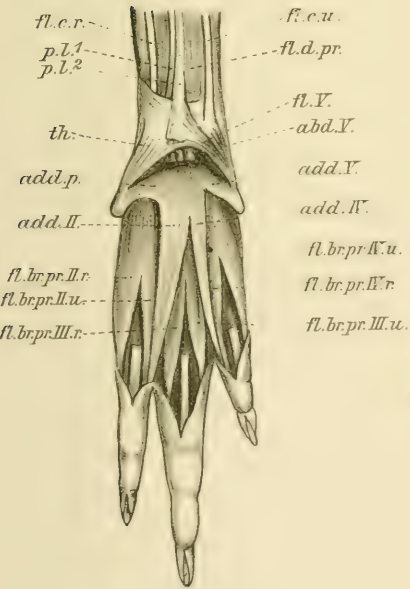


Fig. 14.



und radialwärts neben dem ulnaren *M. flex. brev. prof.* des 4. Fingers und inseriert mit diesem zusammen an der Ulnarfläche der Basis der 4. Grundphalange. Bei *Did. azarae* habe ich auch zwischen den Köpfchen der zwei ulnaren Metacarpalien einen Sehnenbogen gefunden, an dessen radialem Ende sich der 4. *M. ext. brev. man.* befestigt.

Die Innervation ist nur für den ulnaren von den *Mm. ext. brev. man.* festgestellt worden; die Nervenzweige kamen hier vom *Ramus volaris profundus n. ulnaris*.

Thylacinus cynocephalus.

Die Hand. Die vorderen Extremitäten erinnern an die des Hundes, mit Ausnahme der Hand, die in gewissen Punkten Abweichungen darbietet. Die plumpen rundlichen Hände tragen 5 gutentwickelte, voneinander getrennte Finger, von denen der erste jedoch kleiner ist als die anderen und höher wie diese entspringt, so dass er beim Gehen kaum den Boden erreicht. Von den vier ulnaren Fingern sind besonders die drei mittleren kräftig gebaut. Alle Finger tragen starke gekrümmte Krallen.

Die Lebensweise des Tieres soll der des Wolfes ähnlich sein; dementsprechend dürften die vorderen Extremitäten beim Ergreifen der Beute eine untergeordnete Rolle spielen. Sie sind auch hauptsächlich der Lokomotion angepasst, werden aber ausserdem zum Graben angewandt.

Muskelfunde.

Die langen Flexoren der Hand sind mehr oberflächlich untersucht worden, denn als ich es später nötig fand, auch diese Muskeln einer genaueren Untersuchung zu unterziehen, war es nicht mehr möglich dieses Tier behufs Untersuchung zu erhalten. Deswegen bin ich imstande, nur folgendes darüber mitzuteilen.

M. flexor carpi radialis entspringt vom *Epic. med. hum.* und inseriert sehnig an der radialen Carpaleminenz (*Os naviculare*), wo sich der hauptsächliche Teil der Sehne ansetzt. Diese entsendet jedoch Abzweigungen, die teils schon etwas höher, teils erst hier von ihr abgehen und mit den *Carpalligamenten* ulnarwärts von der Hauptinsertion zusammenfliessen oder ins *Lig. carp. transv.* übergehen.

M. palmaris longus hängt an seinem Ursprung innig mit dem *M. flex. dig. long. prof.* zusammen, ist aber vom *M. flex. carp. uln.* unter dessen Ursprung er teilweise liegt, ganz getrennt. Sein einheitlicher Muskelbauch entwickelt eine Sehne, die sich distalwärts in eine dünnere *volare* und in eine kräftigere *dorsale* Sehne teilt. Die oberflächliche Sehne breitet sich in den distalen Teil der *Antibrachialfascie* aus, mit der sie auch das *Lig. carp. transv.* bildet und setzt sich schliesslich noch in zwei oberflächliche Muskeln des 5. Fingers, *M. flex. brev. man.* und *M. flex. brev. fort.* (Fig. 11.) Die tiefere Sehne läuft unter der oberflächlichen sowie dorsal von den Ursprungsfasern der zwei genannten *Hypothenarmuskeln* und vom *Lig. carp. transv.* frei zur *Vola manus*. Hier breitet sie sich unter Bildung einer *Palmaraponeurose* aus, in welcher man drei hauptsächliche Fortsetzungen der Sehnenzüge unterscheiden kann. Diese ziehen zu den drei mittleren Fingern, wo sie sich an beiden Seiten der distalen Enden der *Metacarpalknochen* befestigen und so drei Röhren bilden, durch welche die Sehnen der langen Flexoren dieser Finger hindurchlaufen.

M. flexor carpi ulnaris entspringt vom *Epic. med. hum.* vom *Olecranon* und *Corpus ulnae*, wobei er seine Ursprungsfasern radialwärts über diejenigen des *M. palm. long.* ausbreitet. Er befestigt sich sehnig am *Os pisif.*

M. flexor digitorum longus sublimis spaltet sich von der *Volarfläche* des *M. flex. dig. long.* ab und zwar so weit distalwärts, dass man erst in der unteren Hälfte des Unterarms

den *M. flex. dig. long. subl.* und *M. flex. dig. long. prof.* als zwei getrennte Muskeln erkennt. Im *Canalis carpi* bildet er eine breite Sehnenplatte, wo man jedoch schon die drei Erhebungen, welche die drei Endzipfel entwickeln, deutlich unterscheidet. Erst in der *Vola manus* werden diese Sehnen ganz frei und gehen zu den drei mittleren Fingern, wo sie mit der *Vag. tend.* sowie direkt mit den Sehnen des *M. flex. dig. long. prof.* zusammenschmelzen.

M. flexor digitorum longus profundus. Der *M. flex. dig. long.* entspringt unterhalb der oben beschriebenen Muskeln vom *Epic. med. hum.* und von der Volarfläche des Radius und der Ulna. Er ist ein starker Muskel, welcher erst im distalen Teil des Unterarmes in einen *M. flex. dig. long. subl.* und *prof.* zerfällt. Der letztgenannte Muskel sendet eine gemeinsame Sehne, die sich erst in der Hand in vier Endzipfel spaltet, welche zu den vier ulnaren Fingern hinziehen. Hier inserieren sie je an der Basis der letzten Phalange. Der 1. Finger besitzt keine vom *Antibrachium* kommende Flexorsehne.

Die Innervation der obigen Muskeln ist nicht untersucht worden.

M. flexor brevis manus digiti V. (Fig. 11) liegt sehr oberflächlich radialwärts neben dem *M. flex. dig. V. brev.* Sein kleiner Muskelbauch entspringt von der volaren Sehne des *M. palm. long.* auf der radialen Seite der Handwurzel, läuft erst über die tiefer liegende Sehne des *M. palm. long.* quer ulnar- und distalwärts und biegt sich dann allmählich mehr in die Längsrichtung des 5. Fingers um. Dann entwickelt er ungefähr in der Mitte des 5. Metacarpalknochens eine Sehne, die längs der Volarfläche der entsprechenden Sehne des tiefen Flexors verläuft. Danach teilt sie sich distalwärts in zwei Zipfel zwischen denen die Sehne des tiefen Beugers durchtritt und die sodann an beiden Seiten der Basis der 2. Phalange inserieren.

Innervation: *Ramus volaris superficialis n. ulnaris.*

Mm. lumbricales (Fig. 11). Die vier *Lumbricales* entspringen von der Volarfläche der gemeinsamen Sehne des tiefen Fingerbeugers, so dass der radiale am weitesten, der ulnare am wenigsten proximalwärts längs der Sehne aufsteigt. Die erwähnten Muskeln verlaufen erst muskulös zwischen den Sehnen des genannten Muskels ulnar- und distalwärts, entwickeln dann schon im unteren Teil der Vola ihre Endsehnen, die an den radialen Volarflächen der Basen der vier ulnaren Grundphalangen inserieren. Ausserdem befestigen sie sich an Bindegewebszügen, die sich oberhalb der Metacarpophalangealgelenke unter den entsprechenden Trittkissen befinden. Der erste *Lumbricalis* setzt sich doch etwas mehr dorsalwärts an der radialen Seitenfläche der betreffenden Phalange des 2. Fingers an.

Die drei radialen *Lumbricales* werden vom *N. medianus*, der 4. vom *Ramus volaris profundus n. ulnaris* innerviert.

M. abductor pollicis brevis (Fig. 11) bildet einen schwachen Muskelbauch auf der radialen Seite des Thenarballens. Er entspringt von dem Querligament der Handwurzel (*Lig. carp. vol.?*) und von der Fascie, die die radiale Seite des Carpus bedeckt, und hängt auch mit der Sehne des *M. palm. long.* zusammen, läuft oberflächlich distal- und etwas radialwärts, bedeckt dabei zum Teil den *M. flex. poll. brev. subl.*, mit dem er an der linken Hand nur etwas zusammenhängt, und inseriert an der radialen Seitenfläche der Grundphalange. An der rechten Hand konnte ich die zwei genannten Daumenmuskeln gar nicht voneinander isolieren; sie bildeten hier eine gemeinsame Muskelmasse, die jedoch deutlich eine Insertion auf der radialen Seitenfläche und eine auf der Volarfläche der Grundphalange unterscheiden liess.

Der Zweig des *N. medianus*, der den *M. abd. poll. brev.* innerviert, setzt sich durch diesen Muskel weiter zu den oberflächlichen Fasern des *M. flex. poll. brev. fort.*

Cunningham (16) (1878. S. 437) berichtet ebenfalls, dass der schwach entwickelte *M. abd. poll.* mit dem radialen Teil des *M. flex. poll. brev.* so zusammengewachsen sei, dass eine Isolierung der beiden Muskeln schwer werde.

M. flexor pollicis brevis (Fig. 11). Die verschiedenen Teile dieses Muskels sind hier nicht deutlich voneinander isoliert; doch dienen die ungleichen Innervations- und Insertionsverhältnisse als Wegweiser für die Schätzung der verschiedenen Muskelfasern. Wie schon aus dem Gesagten hervorgeht, sind an der rechten Hand sogar der Abduktor und Flexor des Daumens verwachsen, an der linken ist aber ihre Isolierung möglich und der so isolierte Flexor entspringt hier teils vom *Lig. carp. transv.* teils von den radialen Carpalligamenten und -Knochen, insbesondere vom *Os mult. maj.* Er verläuft danach unter dem Abduktor, mehr oder weniger mit ihm zusammenhängend, und inseriert an der radialen Volarfläche der Basis der 1. Grundphalange.

Die letztbeschriebenen Fasern erhalten ihre Innervation von zwei Nerven. Die radialen oberflächlichen werden von dem Zweig des *N. medianus* innerviert, der übrigens auch die Fasern des Abduktors versorgt; die tieferen ulnaren dagegen erhalten vom *Ramus volaris profundus n. ulnaris* einen Nervenzweig, der kräftiger ist, als der des *N. medianus*.

Diese Doppelinnervation lässt uns annehmen, dass hier der oberflächliche Beuger des Daumens, *M. flex. poll. brev. subl.* und der radiale Kopf des tiefen Flexors, *M. flex. poll. brev. prof. (cap. rad.)* verschmolzen sind und von dem vorliegenden einheitlichen Muskelbauch repräsentiert werden.

An der ulnaren Seite des Daumens sieht man noch einen Muskelbauch, der von dem *Carpus (os mult. min.)* etwas ulnawärts von der Basis der 1. Metacarpale entspringt und mit dem Adductor des Daumens zusammenhängend an der ulnaren Volarfläche des 1. Grundphalange inseriert. Obwohl dieser

Muskel innig mit dem *M. add. poll.* verwachsen ist, möchte ich ihm doch im Hinblick auf seine volare Insertion eine Sonderstellung zuschreiben und ihn, zumal er von demselben Zweig des *Ramus volaris profundus n. ulnaris* wie der radiale tiefe Kopf innerviert wird, dem ulnaren Kopf des tiefen Flexors des Daumens, *M. flex. poll. brev. prof. (cap. uln.)* für homolog halten.

Hier hängen also, wenn die obige Auffassung richtig ist, die Daumenmuskeln mehr oder weniger miteinander in zwei Gruppen zusammen: die Muskeln, die an der Radialseite der Basis der Grundphalange inserieren (der Abductor, der oberflächliche Flexor brevis und der radiale Kopf des tiefen) einerseits, und die, welche an der Ulnarseite der Basis sich befestigen (der ulnare Kopf des tiefen Flexor brevis und der Adductor) andererseits.

Auf dieselbe Weise hat Cunningham [16] (1878. S. 438) den ulnaren Kopf des tiefen Flexors mit dem Adductor zusammenhängend gefunden. Doch erwähnt er, dass er in einem Fall diesen Muskeln selbständig angetroffen habe, was nur die obige Annahme bekräftigt, dass es sich also hier wirklich um einen selbständigen mit dem Adductor zusammenhängenden Muskel und nicht um einen Teil des letzteren handelt.

Als *M. opponens pollicis*, den ich nicht getroffen habe, fasst Cunningham [16] (1878, S. 438) einige Fasern auf, die vom *M. abd. poll.* und vom radialen Teil des *M. flex. poll. brev.* sich abzweigen und sich an dem 1. Metacarpalknochen befestigen.

M. palmaris brevis. Ausserdem beschreibt Cunningham [16] (1878, S. 439) hier als *M. palm. brev.* einen starken Muskel, der von zwei Bäuchen gebildet wird, welche von dem oberflächlichen Teil des Annularligaments entspringen und von welchem sich der kleinere in der Scheide der Flexorsehne des 5. Fingers, der stärkere an der Ulnarseite der Basis der Grundphalange dieses Fingers befestigt. Nach dieser Beschreibung zu beurteilen entspricht der *M. palm. brev.* (Cunningham) den von mir als *M. flex. brev. man. dig. V* und *M. flex. dig. V. brev.* beschriebenen Muskeln. — Einen *M. palm. brev.* habe ich bei dem von mir untersuchten Exemplar nicht gefunden, es darf aber die Möglichkeit, dass er trotzdem dagewesen, nicht ganz ausgeschlossen werden, denn das Tier war schon abgebalgt, als ich die Muskeluntersuchungen an ihm machte.

M. abductor digiti V. (Fig. 11) ist der kräftigste Muskel des Kleinfingerballens. Er entspringt von der volaren und distalen Fläche des *Os pisif.*, läuft mit konvergierenden Fasern längs dem ulnaren Rande der Hand und befestigt sich an der ulnaren Volarfläche der Basis der 5. Grundphalange, wo er mit dem *M. oppon. dig. V.* zusammenhängt.

Er wird von einem Zweig des *Ramus volaris profundus n. ulnaris* innerviert.

M. flexor digiti V. brevis (Fig. 11) entspringt vom *Lig. carp. transv.* sehr oberflächlich und hängt ausserdem direkt mit der volaren Sehne des *M. palm. long.* zusammen. Die tiefsten Ursprungsfasern kann man bis zur radialen Volarfläche der Handwurzel teils muskulös, teils sehnig verlaufen sehen. Diese überbrücken mit den Fasern des *M. flex. brev. man. dig. V.* die dorsale Sehne des *M. palm. long.* sowie die Sehnen der langen Fingerbeuger, wobei sie an der Bildung des *Annularligaments* teilnehmen. Die Muskelfasern ziehen nach der Grundphalange des 5. Fingers, befestigen sich an der ulnaren Volarfläche der Basis derselben und hängen hier zugleich mit der Sehne des *Abductors* zusammen.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

M. opponens digiti V. sieht in grossen und ganzen aus wie die *Mm. flex. brev. prof.* und unterscheidet sich von diesen nur durch seine Grösse und durch die etwas abweichende Insertion. Er entspringt mit dem radialen *M. flex. brev. prof.* des 5. Fingers vereinigt von der Basis des entsprechenden Metacarpale und vom *Hamulus oss. hamat.*, liegt ganz dorsal vom *Ramus volaris profundus n. ulnaris*, zieht schräg distal- und ulnarwärts, vereinigt sich mit dem *Abductor* und inseriert teils mit diesem teils selbständig an, der ulnaren Seitenfläche der Basis der Grundphalange sowie mit wenigen Fasern an derselben Seitenfläche des distalen Endes des 5. Metacarpale.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

M. adductor pollicis entspringt von den radialen Ligamenten und Knochen des Carpus proximal vom 1., 2. und 3. Metacarpale und von einer Raphe, die vom Carpus ausgehend sich längs dem 3. Metacarpale bis zum distalen Ende desselben erstreckt. Seine Fasern, die mit denen des *M. flex. poll. brev. prof. (cap. uln.)* zusammenhängen, konvergieren nach der Basis der Grundphalange des Daumens, wo sie an deren Radialseite inserieren. Einige sehnige Fortsetzungen der Fasern kann man noch eine Strecke längs der 1. Phalange weiter verfolgen bis sie im Periost allmählich verschwinden.

Der *Ramus volaris profundus n. ulnaris*, der zwischen den Adduktoren und den *Mm. flex. brev. prof.* verläuft, innerviert den Muskel.

M. adductor digiti II ist ein von dem vorigen teilweise überlagerter, etwas kleinerer Muskel, der seinen Ursprung mittelst weniger Fasern vom Carpus etwas radialwärts von der Basis des 3. Metacarpale und hauptsächlich von der Adduktorenraphe nimmt. Die Muskelfasern laufen distal- und radialwärts, wobei sie eine dreieckige Muskelplatte bilden und an der ulnaren Seitenfläche der Basis der 2. Grundphalange inserieren.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris*.

M. adductor digiti IV ist hinsichtlich der Grösse dem vorigen gleich, und entspringt auch auf entsprechende Weise dorsal vom *M. add. dig. V* von dem dicht ulnarwärts von der Basis des 3. Metacarpale liegenden Teil des Carpus und von der dorsalen Ulnarseite der Raphe, und inseriert an der radialen Seitenfläche der Basis der 4. Grundphalange.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris*.

M. adductor digiti V ist kräftiger entwickelt als der Adductor des Daumens und stellt also den stärksten der Adduktoren dar. Er entspringt von dem ulnaren Teil des Carpus, von der Nähe des *Hamulus oss. hamat.* bis zur Gegend der Basis des 3. Metacarpale, sowie von den zwei proximalen Dritteln

der Raphe. Er ist undeutlich in zwei Portionen geteilt, so dass die von den Carpalligamenten entspringenden Bündel mehr zusammen gehören und die ulnare, proximale Portion bilden, während sich die von der Raphe entspringenden wieder zu einer radialen, distalen Portion vereinigen. Diese beiden Portionen befestigen sich an der radialen Seitenfläche der Basis der 5. Grundphalange.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

Mm. flexores breves profundi (Mm. interossei volares). Zu dieser Gruppe gehören, wenn man den oben als M. oppon. dig. V. beschriebenen Muskel mitrechnet, 8 selbständige Muskeln, zu denen noch die zwei Köpfe des tiefen Flexors des Daumens, die hier indessen mit den anderen Daumenmuskeln zusammengewachsen sind, hinzukommen. Diese Muskeln hängen alle paarweise zusammen und entspringen von den Basen der Metacarpalien und dem angrenzenden Teil des distalen Carpus und inserieren ulnar und radial an der Volarfläche der Basen der Grundphalangen. Die etwas abweichende Insertion des ulnaren Muskels des 5. Finger (M. oppon. dig. V.) ist schon früher beschrieben.

Alle diese Muskeln werden von Zweigen des Ramus volaris profundus n. ulnaris innerviert.

Mm. extensores breves manus (Mm. interossei dorsales). Die vier kurzen Extensoren sind fast vollständig von den vorigen getrennt und liegen dorsalwärts von diesen zwischen den einzelnen Metacarpalknochen, so dass nur der 1. und 4. von ihnen auch etwas auf die Volarfläche übergreifen. Sie verhalten sich auf folgende Weise: Der erste entspringt mit zwei Ursprungsköpfen von der volaren und dorsalen Fläche des 1. Metacarpale. Diese beiden Köpfe vereinigen sich und inserieren gemeinsam an der radialen Seitenfläche der Basis der 2. Grundphalange, von wo sie ihre Fasern auch zur Dorsalaponeurose senden, und an einem Sehnenbogen, der sich von

dem 1. Metacarpale zur Basis der 2. Grundphalange hinzieht. An der Insertion kommen die Fasern der entsprechenden Mm. flex. brev. prof. des 2. Fingers mit denen des betreffenden Muskels in Berührung. — Der zweite sowie der dritte M. ext. brev. man. entspringen nur von den dorsalen Carpal-ligamenten und -Knochen, der zweite oberhalb des 2., der dritte oberhalb des 3. Intermetacarpalraumes. Diese Muskeln inserieren auch beide auf dieselbe Weise an je einem Sehnenbogen, der sich zwischen den Metacarpophalangealgelenken und den Basen der Grundphalangen des 2. und 3. bzw. des 3. und 4. Fingers ausspannt. Der vierte ähnelt in manchen Punkten dem 1. Auch er entspringt mit einem volaren und einem dorsalen Kopf, die sich bald vereinigen und an der ulnaren Seitenfläche sowie an der Dorsalaponeurose der 4. Grundphalange inserieren.

Alle diese Mm. ext. brev. man. werden von Zweigen des Ramus volaris profundus n. ulnaris, die teils durch, teils zwischen den Mm. flex. brev. prof. zu diesen Muskeln gelangen, innerviert.

Cunningham (16) (1878 S. 438) hat die volarsten Fasern der drei ulnaren Mm. interossei dorsales (Mm. ext. brev. man.) als getrennte accessorische Muskelbäuche beschrieben. Von ihnen entspringen die zwei radialen zu beiden Seiten der Basis des 3. Metacarpalknochens und inserieren an der Basis der 3. Grundphalange. Der ulnare kommt von der Ulnarseite des 4. Metacarpale und geht nach derselben Seite der 4. Grundphalange. — Diese Muskeln, die sich jedenfalls den kurzen Extensoren nahe anschliessen, habe ich nicht beobachtet.

Dasyurus viverrinus.

Die Hand ist etwas plump und auf der Volarseite mit hervorgewölbter, dicker Haut, die mit kleinen, halbkugelförmigen Papillen ganz übersät ist, bedeckt. Die fünf Finger sind nicht lang und ungefähr gleich stark, der 1. und der 5. etwas kürzer

als die anderen. Sie sind an der Volarfläche der Basen der Endphalangen mit kräftigen Trittkissen versehen, die mit der obenerwähnten hervorgewölbten Volarhaut beim Auftreten den Boden berühren, indes die Basen der Finger gehoben bleiben.

Nach der äusseren Form der Finger und Krallen lässt sich vermuten, dass die Hand ausser im Dienst der Lokomotion auch zum Graben und weniger zum Greifen angewendet wird, obwohl das Tier auch klettern soll.

Muskelbefunde.

M. pronator teres (Fig. 12) liegt am Ursprunge ganz unter dem radialen epikondylären Kopf des *M. flex. dig. long.* verborgen. Er entspringt von dem radialen Teil des *Epic. med. hum.*, wobei er mit dem *M. flex. carp. rad.* sehr wenig, mit dem kräftigen oben erwähnten Kopfe des *M. flex. dig. long.* gar nicht in Zusammenhang steht. Die Ursprungsfasern des Muskels sind vorwiegend sehnig und stellen zusammen eine rundliche distalwärts sich ausbreitende Ursprungssehne, längs deren Volarfläche einige Muskelfasern fast bis zum Ursprung hinauf verfolgbar sind. Der radiale Randteil dieser Ursprungssehne entwickelt zuerst muskulöse Fasern, während die ulnaren und dorsalen Ursprungsfasern sich am weitesten sehnig ausdehnen. In der Mitte des Muskels sind schon alle sehnigen Elemente verschwunden. Von dieser Stelle weichen einige Muskelfasern zu einem Bündel vereinigt ulnarwärts ab, verlaufen nach dem *M. flex. carp. rad.* zu, verschmelzen mit diesen und bilden so einen distalen Ursprungskopf des genannten Muskels. — Der anfangs cylindrische Bauch des Pronators plattet sich distalwärts ab, indem er zugleich radialwärts verläuft. Er entwickelt auf seiner Oberfläche, erst dem radialen Umfange, Sehnenfasern, die sich miteinander zu der platten Endsehne des Muskels vereinigen. Dabei werden die ulnarsten Fasern erst etwas vor der Insertion sehnig. Die so gebildete Endsehne heftet sich an der

radialen Volarfläche des Radius an, ungefähr von der Grenze zwischen dem oberen und mittleren Drittel des Unterarms beginnend und distalwärts bis etwas über dessen Mitte hinaus reichend.

Der Muskel wird von zwei getrennten Zweigen des N. medianus innerviert.

M. flexor carpi radialis (Fig. 12) entspringt von dem Epic. med. hum., bedeckt von dem radialen epikondylären Kopf des M. flex. dig. long. und mit ihm zusammenhängend. Der verhältnismässig schwache Muskelbauch wird von einem Zipfel, den der M. pron. ter., wie oben beschrieben, abgibt, verstärkt und bald darauf geht er in eine Endsehne über, die distalwärts längs dem radialen Rande des M. flex. dig. long. nach der Hand verläuft. Diese Sehne befestigt sich an einem radialen distalen Carpalknochen (Os mult. maj.) und erstreckt sich dann weiter zur Basis des 2. Metacarpalknochens, wo sie schliesslich inseriert.

Innervation: N. medianus.

Nach Mac Cornick (28) (1887 S. 130) inseriert der erwähnte Muskel teils am Os mult. maj., teils an den Basen des 2. und 3. Metacarpale.

M. palmaris longus (Fig. 12) hängt oben mit dem M. flex. carp. uln. und dem radialen epikondylären Kopf des M. flex. dig. long. zusammen, von denen er einen grossen Teil seiner Fasern erhält. Ausserdem entspringt er vom Epic. med. hum. und bildet einen Muskelbauch, der schon ziemlich hoch in seine Sehne übergeht. Diese teilt sich in eine oberflächliche und eine tiefere Portion. Die erstere breitet sich in der Fascie der Handwurzel und in der Palmaraponeurose aus, befestigt sich an den beiderseitigen Carpaleminenzen und sendet einige Fasern zum M. abd. poll. brev., wobei sie auch mit einem radialen Carpalknorpel (Praepollex., Bardeleben) zusammenhängt. Die dorsalen Züge der Sehne spalten sich im distalsten Teil des Unterarms von den oberflächlichen ab und bilden so

eine selbständige, tieferliegende Endsehne, die unter dem queren Carpalligament durch zur Hand verläuft und hier die Palmaraponeurose bildet, welche sowohl die Mitte der Vola als auch, obwohl dünner, den Thenar- und Hypothenarballen umhüllt. Die beiden Portionen der Sehne hängen aber weiter distalwärts in der Palmaraponeurose wieder zusammen, nachdem sie in der Gegend der Handwurzel getrennt waren.

Der Muskel wird vom N. ulnaris und N. medianus innerviert. Der erstgenannte gibt ihm einen Zweig, der auf ganz ähnliche Weise wie bei *Didelphys* von dem Hauptstamm abgeht, also von dessen Konkavität hinter dem medialen Epicondylus. Er läuft erst durch die Muskelmasse des epikondylären Kopfes des M. flex. dig. long. hindurch und dringt dann in den betreffenden Muskel ein. Vor seinem Eintritt in den Muskel anastomosiert er mit einem Zweig des N. medianus, und erst der so gebildete Doppelnerv innerviert den Muskel.

M. flexor carpi ulnaris (Fig. 12) ist viel stärker als der radiale Carpalflexor. Er entspringt vom Epic. med. hum., vom Olecranon und Corpus ulnae und bildet so einen Muskelbauch, der oberflächlich liegend die ulnaren Fasern des tiefen Fingerbeugers bedeckt. Er sendet eine Endsehne aus, die sich am Os pisif. befestigt, aber ausserdem etwas mit dem Lig. pisohamat. und Lig. pisometac., sowie mit den Ursprungsfasern des M. abd. dig. V. zusammenhängt.

Innervation: N. ulnaris.

M. flexor digitorum longus sublimis ist eine unansehnliche Muskelplatte, die erst distalwärts im Unterarm ungefähr an der unteren Grenze des mittleren Drittels auf der Volarfläche des radialen epikondylären Kopfes des M. flex. dig. long. wie eine volare Abspaltung desselben entspringt. Sein kleiner Muskelbauch teilt sich bald in drei Endzipfel, die sich muskulös bis zum Carpalkanal erstrecken und dann je eine dünne Sehne der Vola zusenden. Die Sehnen verlaufen längs

der Volarfläche der drei mittleren Sehnen des *M. flex. dig. long. prof.* den entsprechenden Fingern zu, inserieren aber nicht direkt an den Phalangen, sondern verschmelzen in der Höhe der Metacarpophalangealgelenke mit den Sehnen des tiefen Flexors und breiten sich in die Sehnenscheiden aus.

Innervation: *N. medianus*.

M. flexor digitorum longus profundus. Der gemeinsame Anfangsteil der langen Flexoren, der *M. flex. dig. long.*, entspringt mit vier Ursprungsköpfen, von denen zwei tiefer und zwei mehr volar liegen. Von den beiden letztgenannten Köpfen ist der radiale sehr stark und kommt zwischen dem *M. flex. carp. rad.* und *M. palm. long.* ganz oberflächlich zum Vorschein. Er entspringt von der radialen und distalen Seite des medialen Epicondylus sowie von dem distalen Teil des Margo medialis humeri und vereinigt sich grösstenteils sehnig, aber auch mittelst einiger Muskelfasern mit der radialen Seite der von den zwei tieferen Köpfen gebildeten gemeinsamen Sehne. Der kleinere, ulnare, entspringt unter dem *M. palm. long.* ebenfalls vom Epic. med. hum. und geht in eine Sehne über, die sich erst im distalen Teil des Unterarms mit der gemeinsamen Sehne des *M. flex. dig. long. prof.* vereinigt. — Die tieferen Köpfe entspringen von der Volarfläche der Ulna und des Radius, hängen volarwärts schon muskulös zusammen und entwickeln eine starke Sehne, der sich die Sehnen der zwei oberflächlichen Köpfe zugesellen. Die so gebildete gemeinsame Sehne des erst im distalen Teil des Unterarmes selbständig gewordenen *M. flex. dig. long. prof.* teilt sich in der Hand in fünf Endsehnen, die zu den Endphalangen jeder Finger verlaufen.

Die beiden epikondylären sowie der radiale dorsale Ursprungskopf werden vom *N. medianus* innerviert. Der tiefere ulnare Kopf erhält seine hauptsächliche Innervation vom *N. ulnaris*, wird aber auch von Zweigen des *N. medianus* versorgt.

M. flexor brevis manus digiti V. (Fig. 12) entspringt von dem radialen Teil des queren Carpalligamentes und von der oberflächlicheren Sehne des *M. palm. long.*, läuft erst quer ulnarwärts und bildet den distalen muskulösen Rand des queren Carpalligamentes, schlägt sodann einen in der Richtung des 5. Metacarpalknochens ziehenden Verlauf ein und entwickelt eine Sehne, die sich an der Basis der 2. Phalange befestigt, nachdem sie sich in zwei Endzipfel gespalten hat, zwischen denen die Sehne des tiefen Beugers hindurchläuft.

Ein volarer Zweig des *N. ulnaris* innerviert diesen Muskel.

Mac Cornick (28) (1887 S. 136—137) und anscheinend auch Macalister (2) (1870 S. 165) haben diesen Muskel und den *M. flex. dig. V. brev.* zusammen als *M. palm. brev.* aufgefasst; der erste lässt ihn mit einem Ende an der Haut des Hypothenars nicht weit vom *Os pisif.* angehaftet sein und sich von dort in zwei Portionen distalwärts erstrecken. Die radiale grössere Portion geht mittelst einer dünnen Sehne mit der Sehne des *M. flex. subl.* da, wo diese in ihre Vagina verschwindet, eine Verbindung ein, und die ulnare vereinigt sich mit dem ulnaren *M. flex. brev. prof. dig. V.* — Der letztgenannte Verfasser beschreibt einen Muskel, der vom *Os pisif.* entspringt und sich über den Sehnen der Flexoren verliert. Auf Grund der kurzen Beschreibung ist aber eine genauere Identifizierung dieses Macalisterschen *Palmaris brevis* nicht möglich.

Mm. lumbricales. Bei *Dasyurus* habe ich vier *Lumbricales* angetroffen, von denen der 2. und der 3. wie Endzipfel eines gemeinsamen Ursprungs zwischen den Sehnen des 3. und 4. Fingers liegen. Diese Muskeln entspringen von den vier ulnaren Sehnen des langen, tiefen Flexors und inserieren: der 1., 3. und 4. an der Radialseite des 3., 4. und 5., der 2. an der ulnaren Seite des 3. Fingers, der also zwei *Lumbricales* erhält. Alle diese Muskeln befestigen sich an den Basen der Grundphalangen, und zwar mehr an deren volaren Seitenflächen,

ohne dass sie sich zur Dorsalaponeurose der betreffenden Finger erstrecken.

Die drei radialen Lumbricales (L. D. II. r., L. D. III. r. und L. D. III. u.) werden vom N. medianus, der vierte (L. D. IV. r.) vom Ramus volaris profundus n. ulnaris innerviert.

Macalister (25) (1870 S. 165) und Mac Cornick (28) (1887 S. 133) schildern vier Lumbricales, die zu den vier ulnaren Fingern gehören, so dass der oben beschriebene Fall anscheinend als eine Varietät aufzufassen ist, obwohl sich in beiden Händen dieselbe Anordnung zeigte.

M. abductor pollicis brevis (Fig. 12) entspringt von einer grossen Knorpelplatte (Praepollex, Bardeleben), die sich quer über den proximalen Teil des Daumenballens erstreckt, sowie von den radialen Carpalfascien. Der so entspringende Muskelbauch ist verhältnismässig stark und verläuft mit etwas konvergierenden Fasern längs dem radialen Seitenrande des 1. Metacarpale, wobei er gegen das Metacarpophalangealgelenk sehnig wird und so die platte Endsehne zur Dorsalaponeurose entsendet. Mit den anderen Muskeln des Daumens ist er nicht verwachsen.

Innervation: N. medianus.

M. flexor pollicis brevis (Fig. 12). Von den verschiedenen Bäuchen des kurzen Daumenbeugers lassen sich nur zwei als etwas getrennte Muskeln erkennen. Auch diese hängen am Ursprung und Ansatz zusammen, so dass sie am deutlichsten nur auf Grund der Innervation voneinander unterschieden werden können.

Der volare Bauch, der M. flexor pollicis brevis sublimis entspringt vom queren Carpalligament und vom Os mult. maj. Er verläuft unter dem M. abd. poll. brev. nach der radialen Seite der Basis der Grundphalange des Daumens, an deren Volarfläche er mit dem folgenden zusammenfliessend inseriert.

Innervation: N. medianus.

Fig. 15.

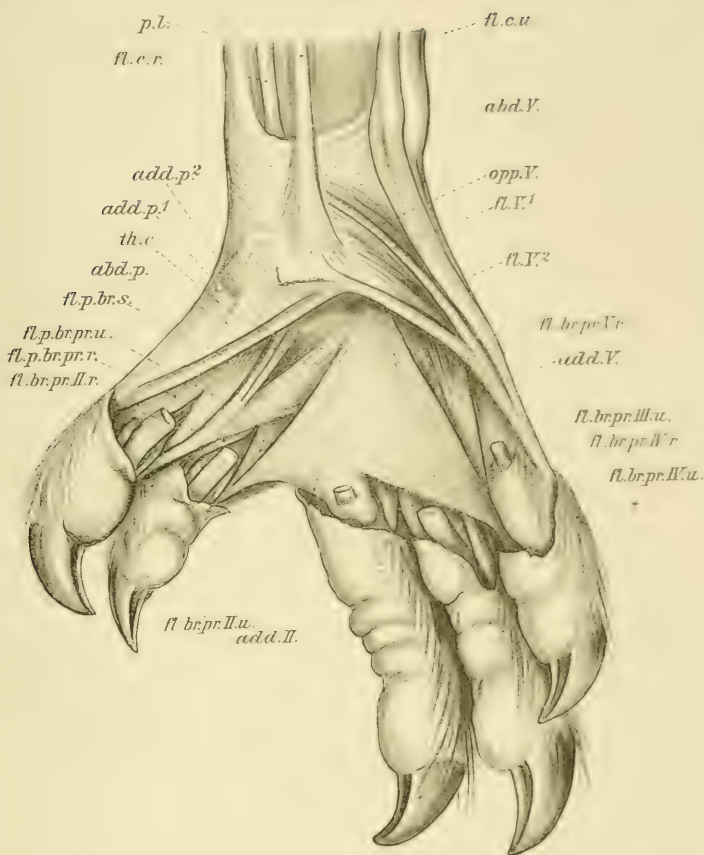


Fig. 17.

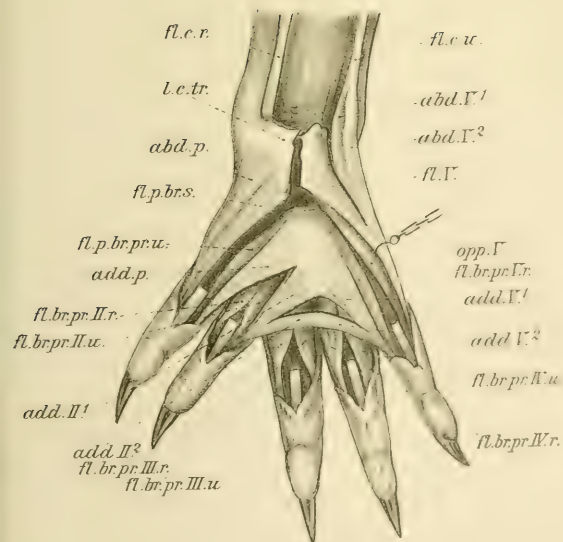
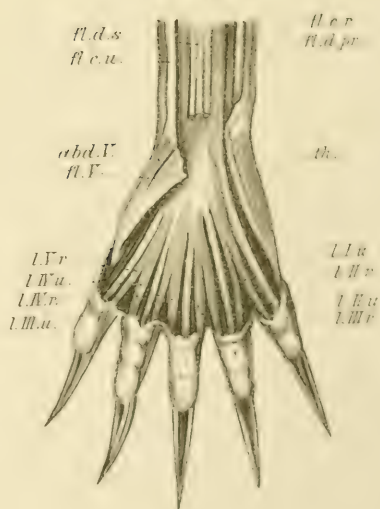


Fig. 18.



M. flexor pollicis brevis profundus (Caput radiale) entspringt tiefer vom Carpus (*Os mult. maj.* und von dem queren Carpalligament. Er ist etwas kleiner als der vorige, unter welchem er in derselben Richtung verläuft. Beide Muskeln verschmelzen gegen das Ende ihres Verlaufs und inserieren an der radialen Volarfläche der Basis der Grundphalange.

Diese Muskelportion wird vom *Ramus volaris profundus n. ulnaris* innerviert. Der Endast dieses Nervenstammes geht hier durch den genannten Muskel hindurch und anastomosiert mit dem Zweig des *N. medianus*, der den oberflächlichen Beuger versorgt.

An der ulnaren Seite der Basis der 1. Grundphalange inseriert bei diesem Exemplare nur ein einheitlicher Muskel, der *M. add. poll.* Dagegen hat Mac Cornick (28) (1887 S. 134) bei *Dasyurus* ausser dem Adductor noch einen tiefen ulnaren Kopf des *M. flex. poll. brev.* gefunden, der vom *Os mult. maj.* und von der Basis des 1. Metacarpale entsprang.

M. abductor digiti V. (Fig. 11). Dieser kräftige Muskel entspringt vom *Os pisif.*, läuft längs dem ulnaren Rande des 5. Metacarpale distalwärts und inseriert an der Ulnarseite des Metacarpophalangealgelenkes des 5. Fingers, sowie mit einigen Fasern am distalen Ende des 5. Metacarpalknochens.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

M. flexor digiti V. brevis (Fig. 12) entspringt ulnar- und dorsalwärts vom *M. flex. brev. man. dig. V.* ebenfalls von der volaren Austreibung der Sehne des *M. palm. long.* Er läuft mit konvergierenden Fasern schräg ulnar- und distalwärts und entsendet auf der Höhe des distalen Endes des 5. Metacarpale eine lange Sehne, die man bis zur Basis der 2. Phalange verfolgen kann. Hier biegt sie sich schraubenförmig ulnar- und dorsalwärts um die genannte Phalange und vereinigt sich mit

der Sehne des Abductors, um mit dieser zusammen in die Dorsalaponeurose überzugehen.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

M. *opponens digiti V.* (Fig. 12) wird hier eigentlich von zwei nur an ihrer Insertion etwas zusammenhängenden Muskeln gebildet, die durch den Ramus volaris profundus n. ulnaris voneinander getrennt sind. Der oberflächliche Muskelbauch entspringt von dem queren Carpalligament und vom Hamulus oss. hamat. Er liegt sehr nahe unter dem M. flex. dig. V. brev. und hängt mit diesem am Ursprung direkt zusammen. Er verläuft schräg ulnar- und distalwärts über den Ramus volaris profundus n. ulnaris hinweg und befestigt sich an der Ulnarseite des Metacarpophalangealgelenkes und des 5. Metacarpalknochens sowie der Basis der 5. Grundphalange. — Der tiefere Muskelbauch entspringt, mit dem radialen M. flex. brev. prof. des 5. Fingers zusammenhängend, von der Basis des Hamulus und liegt hier unter dem Ramus volaris profundus n. ulnaris. Er zieht ungefähr in derselben Richtung wie der oberflächliche Bauch nach der Basis der 5. Grundphalange und nach dem distalen Ende des entsprechenden Metacarpale, wo er mit dem vorigen verschmelzend sich ansetzt.

Die beiden Muskelbäuche erhalten je einen Zweig vom Ramus volaris profundus n. ulnaris.

Von den beiden Portionen des M. *oppon. dig. V.* gibt sich die tiefere durch ihre oben beschriebenen Ursprungsverhältnisse als der ulnare M. flex. brev. prof. des 5. Fingers zu erkennen, während die oberflächliche als ein Teil des M. flex. dig. V. brev. aufzufassen sein dürfte.

M. *adductor pollicis* (Fig. 12) entspringt von den Carpalligamenten und Knochen oberhalb der Basis des 2. Metacarpale. Er bildet einen ungeteilten, länglich dreieckigen Muskelbauch, der hauptsächlich an der ulnaren Seite und mit einigen Fasern an der Volarfläche der Basis der 1. Grundphalange inseriert.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

M. adductor digiti II. (Fig. 12) hängt mit dem folgenden in einer kurzen Raphe zusammen. Diese erstreckt sich von den Carpalligamenten oberhalb der Basis des 3. Metacarpale längs dieses Knochens distalwärts, und endet dann freischon über dem proximalen Teil desselben. Von dieser Raphe, sowie von den angrenzenden Carpalligamenten entspringt der erwähnte Muskel, dessen proximaler Teil etwas von dem vorigen bedeckt wird. Er verläuft volar und zwischen den einander zugekehrten Mm. flex. brev. prof. des 2. und 3. Fingers und inseriert an der ulnaren Volarfläche der Basis der 2. Grundphalange.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

M. adductor digiti IV. (Fig. 12) entspringt von der Raphe und von einem Teil des Carpus unter dem Ursprung des ulnarsten Adduktors. Er verläuft in gleicher Schicht wie der vorige zwischen den Mm. flex. brev. prof. des 3. und 4. Fingers, und zielt dabei nach dem letztgenannten Finger, wo er an der radialen Volarfläche der Basis der Grundphalange inseriert.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

M. adductor digiti V. (Fig. 12). Der grösste von den Adductoren entspringt breit von dem ulnaren, oberhalb des 4. Metacarpale sich befindenden Teil des Carpus sowie mit einem Zipfel, der auf der Volarfläche des vorigen Muskels verläuft in ganz unbedeutender Ausdehnung von der Basis der Raphe. Er verläuft mit konvergierenden Fasern nach der Basis des 5. Fingers, wo er an dem radialen Rande der Volarfläche der Grundphalange inseriert.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

Mm. flexores breves profundi (Mm. interossei volares) (Fig. 12). Diese Muskeln hängen hier sehr innig mit den dorsalen Fasern der Adductoren, besonders mit denen des 2. und 4. Fingers zusammen. Der zwischen diesen beiden

Muskelgruppen verlaufende *Ramus volaris profundus n. ulnaris* lässt dennoch die Grenze zwischen ihnen finden. Es gibt für die vier ulnaren Finger je zwei der genannten Muskeln, von denen der ulnare des 5. Fingers auch Fasern hat, welche wie die des *Oppones* am 5. Metacarpale inserieren, weshalb der ganze Muskel unter dem *M. oppon. dig. V.* als dessen tiefer Bauch beschrieben ist. Die entsprechenden Muskeln des Daumens, wovon hier nur der radiale gefunden wurde, sind auch schon früher behandelt worden (siehe *M. flex. poll. brev. prof. [cap. rad.]*). Die übrigen *Mm. flex. brev. prof.* entspringen von Carpalligamenten, von den distalen Carpalknochen und von den Basen der Metacarpalien, hängen paarweise zusammen und inserieren an der Volar- und den Seitenflächen der Basen der Grundphalangen.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

Mm. extensores breves manus (Mm. interossei dorsales). Diese Muskeln sind von den *Mm. flex. brev. prof.* leicht abtrennbar. Sie befinden sich in dorsalerer Lage als diese und entspringen von den Seitenflächen der Metacarpalien sowie von den dorsalen Carpalligamenten. Der erste entspringt hauptsächlich von dem 1. Metacarpale sowie mit einigen Fasern vom Carpus und läuft zur radialen Seitenfläche der Basis der 2. Grundphalange, wo er, mit dem entsprechenden *M. flex. brev. prof.* zusammenfliessend, inseriert. Der zweite und dritte sitzen zwischen den drei mittleren Metacarpalien, entspringen teils von den zwei benachbarten Knochen, teils vom Carpus und inserieren an den Sehnenbogen, die sich zwischen den Basen der entsprechenden (drei mittleren) Grundphalangen ausspannen. Der vierte entspringt vom 5. und weniger vom 4. Metacarpale sowie von den benachbarten Carpalligamenten und inseriert an der ulnaren Seitenfläche der Basis der 4. Grundphalange. Die erwähnten Muskeln sind also hauptsächlich wie die der *Didelphys* gebildet.

Sie werden von Zweigen des Ramus volaris profundus n. ulnaris innerviert.

Myrmecobius fasciatus.

Die Hand ist mit fünf gut entwickelten Fingern versehen, welche alle in demselben Plan liegen, ohne dass es einen opponierbaren Daumen gibt. Der erste Finger ist merkbar kleiner als die anderen und entspringt ebenso wie der 5., der sich, was die Grösse betrifft, den drei mittleren näher anschliesst, etwas höher als diese. Sie sind alle mit langen krummen Krallen versehen, die von den Seiten zusammengedrückt sind. Die Palmarfläche der Hand ist von einer starken Haut bedeckt, die sich an 5 Stellen zu Trittkissen erhebt. Auf diese Weise bildet sich ein hohes rundliches Trittkissen auf der proximalen Handwurzel über dem Os pisif. und vier kleinere über den Metacarpophalangealgelenken der vier ulnaren Finger.

Die Form der Hand lässt vermuten, dass die vorderen Extremitäten u. a. beim Graben gebraucht werden.

Muskelbefunde.

M. pronator teres ist zum grössten Teil vom M. flex. carp. rad. getrennt, hängt aber etwas am Ursprung und dann, weiter distalwärts, vermittelt eines sehnigen Bündels mit ihm zusammen, welches sich von diesem Muskel nach dem genannten Carpalflexor, etwa auf dieselbe Weise wie früher bei Dasyurus beschrieben ist, erstreckt. — Der erwähnte Muskel entspringt von dem radialen Teil des Epic. med. hum. mit einem halb-sehnigen Ursprung und verläuft distal- und radialwärts über den N. medianus hinweg. Der anfangs dicke cylindrische Muskelbauch plattet sich distalwärts unter Ausbreitung seiner Fasern aus und entwickelt etwas vor seiner Insertion eine platte Endsehne, deren proximalste Fasern schon früher auf der Volar-

fläche des Muskels einen sehnigen Charakter annehmen. Diese Sehnenplatte inseriert längs des mittleren Drittels des Unterarms an der radialen Seitenfläche des Radius.

Der N. medianus sendet dem Pronator einen selbständigen Zweig; ausserdem lässt der für den M. flex. carp. rad. bestimmte Zweig desselben Nerven ihm einen kleineren Ast zukommen.

M. flexor carpi radialis entspringt vom Epic. med. hum. zwischen dem M. pron. ter. und dem M. flex. dig. long., mit welchen beiden er zusammenhängt. Weiter distalwärts erhält er von dem vorigen Muskel einen sehnigen Kopf, der jedenfalls eine mehr untergeordnete Rolle bei der Bildung des in Rede stehenden Muskels spielt. Die Endsehne des Muskels läuft bis zur Vola manus hinab, wo sie erst mit einem schwächeren Zipfel am Os mult. maj. inseriert. Darauf setzt sie ihren Verlauf unter den oberflächlichen Carpalligamenten bis zu den Basen des 2. und 3. Metacarpale, wo sie sich ansetzt, fort.

Innervation: N. medianus.

M. palmaris longus besteht mehr oder weniger deutlich aus zwei Muskelbäuchen, die jedoch am Ursprunge nicht voneinander gesondert sind. Sie liegen zwischen den beiden Carpalflexoren auf dem M. flex. dig. long. und hängen mit diesem sowie besonders innig mit dem M. flex. carp. uln. zusammen. An der rechten Hand sind die beiden Bäuche deutlich voneinander zu trennen, so dass man hier einen mehr volaren, ulnaren und einen etwas tiefer liegenden radialen Muskel erkennt. Der erstgenannte entspringt mit den Fasern des M. flex. dig. long. und dem M. flex. carp. uln. verwachsen vom Epic. med. hum. und zieht mit dem genannten Carpalflexor untrennbar vereinigt eine Strecke weiter fort. Dann lässt sein freigewordener Muskelbauch im distalen Teil des Unterarms eine Endsehne hervorgehen, die sich am Os pisif. radial- und tiefer dorsalwärts von der Insertion des M. flex. carp. uln. ansetzt und

ihre radialsten Fasern über dem Carpalkanal ausbreitet. Von dem radialen Rande dieses Bauches trennt sich erst unterhalb der Mitte des Unterarms der radiale Muskelbauch. Dieser liegt ungefähr in der Mittellinie des distalen Teiles des Unterarms und entsendet nach kurzem Verlauf seine platte Endsehne, die sich in dem querverlaufenden Carpalligament, das hier zwei Lamellen unterscheiden lässt sowie an der Palmaraponeurose ausbreitet. — In dem linken Arm besteht der *Palmaris longus* nur aus einem Muskelbauch, aus dem zwei Endsehnen hervorgehen. Die *volare* und *ulnare* von diesen befestigt sich am *Os pisif.* und an den oberflächlichen Lamellen des Carpalligamentes, die tiefere läuft unter dem queren Carpalligament durch zur *Vola*, wo sie sich in die Palmaraponeurose ausbreitet.

Auch hier gibt der *N. ulnaris* zu diesem Muskel einen Zweig ab. Der Verlauf des betreffenden Zweiges weicht aber etwas ab von dem bei den anderen Marsupialiern angetroffenen. Er wird nämlich nicht von dem Hauptstamm hinter dem medialen *Epicondylus*, sondern erst etwas später abgegeben, und dieser Zweig ist nicht nur für den *M. palm. long.* bestimmt, sondern innerviert auch den radialen Teil des *M. flex. carp. uln.* und sendet zu dem ersteren Muskel nur einen kleineren Zweig. Ausserdem sendet auch der *N. medianus* diesem Muskel einen dünnen Zweig, der, bevor er in die Muskelmasse eindringt, mit dem *Ulnaris*zweig verschmilzt.

M. flexor carpi ulnaris ist ein kräftiger Muskel, der die ulnaren Fasern des tiefen Fingerbeugers bedeckt. Er entspringt vom *Epic. med. hum.* vom *Olecranon* und vom oberen Teil des *Corpus ulnae*, und hängt mit dem ulnaren Rande des *M. palm. long.* ungefähr bis zur Mitte des Unterarms zusammen. Erst relativ weit distalwärts entwickelt der kräftige Muskelbauch eine Endsehne, die sich am volaren Ende des prominierenden *Os pisif.* befestigt. Ausserdem setzt sich, wie früher beschrieben, die kräftigere, ulnare Endsehne des *M. palm. long.* an dem

radialen und etwas tiefer dorsalwärts liegenden Teil des genannten Knochens fest. Mit dieser Sehne hängt die Sehne des *M. flex. carp. uln.* an der Insertion direkt zusammen, so dass der betreffende ulnare Teil des *M. palm. long.* ganz wie ein Kopf des *M. flex. carp. uln.* aussieht.

Innervation: *N. ulnaris*.

M. flexor digitorum longus sublimis entspringt auf der Oberfläche des *M. flex. dig. long.* erst unterhalb der Mitte des Unterarms, wobei er mit den beiden epikondylären Köpfen desselben innig zusammenhängt und sich teils von der sehnigen, teils von der muskulösen Oberfläche derselben sondert. Der Muskel liegt dennoch auf dem *M. flex. dig. long. prof.*, proximalwärts sogar in zwei Köpfe geteilt, die den früher erwähnten Köpfen des gemeinsamen Ursprungsteiles der langen Flexoren entsprechen. Seine Muskelmasse spaltet sich distalwärts in drei Bäuche, die je eine dünne Sehne weiter senden. Diese folgen den entsprechenden Sehnen des tiefen Beugers bis zu den Basen der 2. Phalange der drei mittleren Finger, wo sie sich mit zwei Zipfeln, die die entsprechende Sehne des tiefen Flexors umfassen, ansetzen.

Der *N. medianus* sendet zu diesem Muskel einen verhältnismässig distalen Zweig, der quer über dem radialen epikondylären Kopf des *M. flex. dig. long.* verläuft.

M. flexor digitorum longus profundus. Der gemeinsame Ursprungsteil der langen Flexoren liegt von den anderen Flexoren des Unterarms bedeckt und entspringt vom *Epic. med. hum.* und von der Volarfläche der beiden Unterarmknochen. Die verschiedenen Ursprungsköpfe des betreffenden Muskels sind wenigstens bei dem von mir untersuchten Tiere, nicht deutlich voneinander trennbar. Jedenfalls kann man auch hier von zwei epikondylären und zwei tiefen, je einen ulnaren und einen radialen, Köpfen sprechen. Die verschiedenen Köpfe verschmelzen aber schon muskulös und senden, nachdem sich

von ihnen der *M. flex. dig. long. subl.* abgetrennt hat, eine ungeteilte Sehne des *M. flex. dig. long. prof.*, die sich erst im distalen Teil des *Canalis carpi* in fünf Endzipfeln teilt. Diese ziehen zu jedem der fünf Finger und inserieren nach Durchtritt durch die entsprechende Sehne des *M. flex. dig. long. subl.* an der Volarfläche der Basis der Endphalange.

Der *N. medianus* sendet die meisten Zweige zu dem in Frage stehenden Muskel, nur ein kleinerer Teil der innervierenden Elemente rühren vom *N. ulnaris* her. Die letztgenannten versorgen die tiefen ulnaren Fasern des Muskels.

Mm. lumbricales sind vier an der Zahl. Sie entspringen von der Volarfläche der gemeinsamen Sehne des *M. flex. dig. long. prof.* etwas oberhalb der Stelle, wo sich deren einzelne Endsehnen voneinander trennen. Auf der Volarfläche der Flexorsehne bilden diese Muskeln eine zusammenhängende Platte, von der sich die einzelnen Muskeln abspalten. Sie inserieren je an der Radialseite der vier ulnaren Finger, wo sie in der Höhe der Grundphalangen zur Dorsalaponeurose übergehen.

Nur die Innervation des 4. *Lumbricalis* ist mir bekannt. Er wird von einem Ast des *Ramus volaris profundus n. ulnaris* versorgt.

Im Daumenballen kann man nur einen oberflächlichen Muskel unterscheiden, der wahrscheinlich sowohl die Fasern des *M. abductor pollicis brevis* als die des *M. flexor pollicis brevis sublimis* enthält (Fig. 12). Dieser Muskelbauch entspringt vom *Lig. carp. transv.* und von den radialen Carpalligamenten und -Knochen, verläuft längs der radialen Seitenfläche des 1. Metacarpale und inseriert an der radialen Volar- und Seitenfläche der Grundphalange des Daumens.

Innervation: *N. medianus*.

M. flexor pollicis brevis profundus (Fig. 13). Die beiden Köpfe des tiefen Daumenbeugers treten dagegen deutlich zutage und bilden je einen selbständigen Muskelbauch (*Caput*

radiale und Caput ulnare). Sie entspringen von der Basis des 1. Metacarpale sowie von dem angrenzenden Teil des Carpus (Os mult. maj. und min.) und inserieren an beiden Seiten der Volarfläche der Basis der Grundphalange.

Zu dem ulnaren von diesen Köpfen wurde ein Nervenzweig vom Ramus volaris profundus n. ulnaris gefunden. Zu dem radialen Kopf konnte aber von diesem Nerv kein Zweig konstatiert werden, wohl aber ein Zweig vom N. medianus. Er dringt erst durch den oberflächlichen, früher beschriebenen Muskel des Thenarballens, um zu dem betreffenden Muskel zu gelangen.

Auf Grund dieser Innervation sieht der radiale von diesen Köpfen aus wie ein M. flex. poll. brev. subl. schliesst sich aber in bezug auf seine Lage direkt an den tiefen Beuger des Daumens an.

M. palmaris brevis. Leche beschreibt (Bronn [8], S. 832) bei Myrmecobius einen M. palm. brev. als einen kurzen fleischigen Muskel, welcher vom subcutanen Bindegewebe des proximalen Ballens der Ulnarseite der Hand sowie von der Palmaraponeurose entspringt und sich mit verbreiteter Sehne oberflächlich über den Muskeln der Palmarfläche des 5. Metacarpale ausbreitet. Diesen Muskel habe ich bei dem von mir untersuchten Tiere nicht gefunden.

M. abductor digiti V. (Fig. 13). Der verhältnismässig gut entwickelte Muskel, der auf der ulnaren Seitenfläche der Vola manus liegt, entspringt teils vom Os pisif. teils von der Sehnenscheide des M. flex. carp. uln. Der ziemlich dicke cylindrische Muskelbauch verschmälert sich allmählich distalwärts und geht so unvollständig in eine Sehne über, die sich am Radialrande der 1. Phalange befestigt. Ausser der Sehne strecken sich noch einige Muskelfasern des Abduktors bis zur Insertion hinab und hängen mit denen des M. flex. dig. brev. zusammen.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

M. flexor digiti V. brevis (Fig. 13) liegt an der volaren Fläche des Hypothenars, radial- und volarwärts von dem vorigen. Er entspringt von dem ulnaren Teil des Lig. carp. transv., bevor dieses sich am Hamulus oss. hamat. ansetzt, und verläuft als ein schwacher Muskelbauch ulnar- und distalwärts, wobei er

sich den radialen Fasern des *M. abd. dig. V.* in der Höhe des distalen Teiles des 5. Metacarpale anschliesst und mit diesen gemeinsam, sowie auch selbständig nach der ulnaren Seite der Basis der Grundphalange läuft. Hier inseriert er mit halbschlingigen Fasern an der ulnaren Volar- und Seitenfläche der genannten Phalange, doch so, dass seine Fasern eine mehr volare Lage einnehmen als die des Abduktors.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

Die Adduktoren fehlen hier als selbständige Muskeln. Wenn man aber das, was bei den anderen Marsupialiern und im allgemeinen auch bei den anderen Säugern die Regel ist, berücksichtigt, dass nämlich der *Ramus volaris profundus n. ulnaris* die *Mm. flex. brev. prof.* von den Adduktoren trennt, so muss man auch hier auf Repräsentanten der beiden Muskelschichten stossen, da dieser Nerv hier nicht frei auf der Volarfläche der tiefen volaren Muskeln liegt, sondern die von den proximalen Teilen der *Mm. flex. brev. prof.* gebildete gemeinsame Muskelmasse durchquert. Auf diese Weise könnte man vielleicht wenigstens von dem *M. add. dig. V.* sprechen (Fig. 13), der von dem volaren Teil des radialen *M. flex. brev. prof.* des 5. Fingers gebildet wird. Diesen Muskel perforiert nämlich der betreffende Nerv sehr deutlich. Die anderen volaren Fasern der genannten tiefen Flexoren kann man noch weniger als getrennte Muskeln schildern, obwohl sie volarwärts von dem genannten Nervenstamm liegen, und auch der „Adduktor“ des 5. Fingers hängt untrennbar mit dem entsprechenden *M. flex. brev. prof.* zusammen.

Leche (Bronn (8) S. 829.) hat bei *Myrmecobius* einen *M. add. dig. min.* als besonderen Muskel angetroffen, während er die anderen Adduktoren ausschliesslich durch ihre verschiedene Faserichtung von den dorsalwärts gelegenen Muskeln unterscheiden konnte.

Mm. flexores breves profund. (*Mm. interossei*

volares) (Fig. 13). Die zwei tiefen Flexoren des Daumens mitgerechnet gibt es im ganzen zehn solche Muskeln, so dass jeder Finger zwei paarweise zusammenhängende kurze tiefe Beuger erhält. Die verschiedenen Paare sind im allgemeinen kräftig entwickelt, besonders die der drei mittleren Finger, die eine auf den Basen der Metacarpalknochen gelegene zusammenhängende Muskelmasse bilden. Die Masse teilt sich erst in drei Bäuche, die längs der Volarfläche der drei mittleren Metacarpalien verlaufen und erst gegen deren distale Enden sich in zwei Endzipfeln spalten. Die erwähnten Muskeln entspringen von den proximalen Teilen der Metacarpalien sowie von den distalen Carpalknochen und Ligamenten und inserieren zu beiden Seiten der Grundphalangen und zwar an deren Seitenflächen, wobei einige Fasern bis zur Volar-, andere bis zur Dorsalfläche reichen. Die entsprechenden Muskeln des Daumens (*M. flex. poll. brev. prof.*) sind viel kleiner als die anderen *Mm. flex. brev. prof.* und liegen in einem etwas mehr volaren Plan. Die des 5. Fingers sind im ganzen so wie die anderen gebildet und sitzen auch ungefähr in demselben Plan wie diese. Auch der ulnare von ihnen inseriert nur an der Basis der 5. Grundphalange und hat also keine Opponens-Fasern.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris*, der, wie gesagt, in der Masse dieser Muskeln verläuft.

Mm. extensores breves manus (*Mm. interossei dorsales*). Davon lassen sich vier leicht von den *Mm. flex. brev. prof.* isolierbare Muskeln unterscheiden. Sie sitzen alle zwischen den Metacarpalknochen, wobei sie von je zwei der genannten Knochen sowie von einem kleinen Teil des Carpus entspringen. Sie inserieren an den Basen des 2., 3. und 4. Fingers, so dass sich der erste an der Radialseite des 2., der zweite an derselben Seite des 3. Fingers, der dritte an der Ulnarseite des 3. und der vierte an der Ulnarseite des 4. Fingers befestigt. Sie hängen an

der Insertion auch mit den Fasern der *Mm. flex. brev. prof.* und mit den Seitenrändern der Extensorsehne zusammen.

Innervation: *Ramus profundus n. ulnaris.*

Perameles anurus.

Die Hand. An der Hand findet sich eine starke Reduktion einiger Finger, wogegen die anderen wieder stark entwickelt sind. Dieses Verhalten hat zur Folge, dass die Hände auffallend lang und schmal aussehen. Der erste und der fünfte Finger sind nämlich sehr rudimentär gebildet und sitzen in einem etwas mehr volaren Plan als die anderen, so dass man sie nur auf beiden Seiten der proximalen Volarfläche als zwei rundliche Erhebungen, etwa wie Trittkissen wahrnimmt. Von der Rückseite her sind sie gar nicht sichtbar; sie haben kleine Klauen und bestehen aus einem Metacarpalknochen und einer oder zwei (der 5. Finger) sehr kurzen Phalangen. Auch der 4. Finger ist viel schwächer entwickelt als der 2. und namentlich der 3. Die drei mittleren Finger haben je drei Phalangen und endigen mit starken Krallen. — Die haarfreie Volarfläche der Hand erstreckt sich proximalwärts etwas über das *Os pisif.* hinaus.

Alle *Perameles*-Arten sollen grabende Tiere sein.

Muskelbefunde.

M. pronator teres hängt ungefähr längs seinem oberen Drittel mit dem *M. flex. carp. rad.* zusammen, so dass die Fasern der beiden Muskeln höher oben parallel nebeneinander laufen, weiter distalwärts aber, wo sie von einem sehnigen Zwischenblatt entspringen, voneinander divergieren. Die Fasern der *M. pron. ter.* entspringen ausser von dem genannten Blatt auch direkt vom *Epic. med. hum.* Die von Anfang an vorwiegend muskulösen Fasern verlaufen, die proximalen mehr die distalen weniger schräg radial-distalwärts, wobei der von

ihnen gebildete Muskelbauch immer dünner und breiter wird. Etwas vor der Insertion entwickeln die Muskelfasern, die proximalsten höher als die distalsten, eine platte Endsehne, die sich auf der radialen Volarfläche des Radius ansetzt. Doch bleiben die distalsten Fasern in der Form eines schmalen Streifens bis zur Insertion muskulös. Der so gebildete Ansatz des Muskels erstreckt sich von der Mitte des Unterarms ungefähr zur oberen Grenze des distalen Drittels desselben.

Der *N. medianus* sendet, ehe er unter dem Muskel hin- taucht, diesem einen Zweig, welcher vor seinem Eintritt in den *Pronator* auch dem *M. flex. carp. rad.* einen schwächeren Zweig abgibt.

M. flexor carpi radialis liegt radialwärts neben dem vorigen und entspringt oberhalb des *M. flex. dig. long.*, mit ihm und dem *Pronator* zusammenhängend, vom *Epic. med. hum.* und von dem oben erwähnten sehnigen Zwischenblatt zwischen diesem Muskel und dem *M. pron. ter.* Von dem halbsehnigen Ursprung breiten sich seine Fasern etwas aus und bilden einen spindelförmigen Muskelbauch, der ungefähr an der Grenze des unteren Drittels des Unterarms seine Endsehne entwickelt. Diese läuft von radialen Carpalligamenten bedeckt bis zur *Vola fort.* befestigt sich hier an der Basis des 2. und 3. Metacarpale und breitet sich auch in die dort befindlichen Ligamente aus.

Der *N. medianus* sendet dem Muskel einen selbständigen Zweig. Ausserdem erhält dieser einen feineren Nerven von dem oben beschriebenen Medianuszweig, der auch den *M. pron. ter.* versorgt.

M. palmaris longus. Dieser verhältnismässig starker Muskel hängt innig mit dem *M. flex. dig. long.* und *M. flex. carp. uln.* zusammen und entspringt mit ihnen vom *Epic. med. hum.* sowie mittelst einer Sehnenplatte vom *Olecranon ulnae* oberhalb des *M. flex. carp. uln.* Sein Bauch lässt sich fast vollständig in zwei Portionen zerlegen, welche mit je einer Sehne endigen.

Diese verlaufen nebeneinander längs des Unterarms. In der Nähe des Carpus weichen die Sehnen voneinander ab, so dass die ulnare unter dem Lig. carp. transv. durch, die radiale auf dessen Volarfläche verläuft. Sie hängen beide sehr locker, nur vermittelt Bindegewebes, mit dem Ligament zusammen. In der Vola manus breiten sie sich so aus, dass die ulnare den ulnaren Teil der Palmaraponeurose bildet und zum Schluss hauptsächlich an beiden Seiten des Endes des 3. Metacarpale und an der Basis der Grundphalange des 3. Fingers inseriert. Dabei bildet sie eine Scheide für die entsprechende Sehne des langen Fingerbeugers. Die radiale Palmarissehne dagegen bildet den radialen Teil der genannten Aponeurose und setzt sich auf ähnliche Weise wie die ulnare an dem 2. Metacarpale und an der entsprechenden Grundphalange fest.

Soweit ich finden konnte wurden die beiden Portionen nur von einem Zweig des N. ulnaris innerviert. Dieser Zweig zeigte dieselbe charakteristische Lage, die schon bei den vorigen Marsupialiern beobachtet worden ist: er zweigte sich also von dem Nervenstamm hinter dem Epic. med. hum. ab.

M. flexor carpi ulnaris ist ein gut entwickelter Muskel, der die ulnare Oberfläche des Unterarms einnimmt. Er entspringt vom Epic. med. hum. vom Olecranon und Corpus ulnae sowie von einem Sehnenbogen, der sich zwischen dem genannten Epicondylus und dem Olecranon ausspannt. Durch Vermittelung dieser Ursprungsfasern ist er mit dem M. palm. long. und mit dem ulnaren Kopf des M. flex. dig. long. verwachsen. — Seine Endsehne befestigt sich hauptsächlich am Os pisif., sendet aber einige Sehnenfasern über diesen Knochen hinweg zum M. abd. dig. V. und verbindet sich sowohl mit dem Lig. carp. transv. als auch mit der Palmaraponeurose.

Innervation: N. ulnaris.

M. flexor. digitorum longus. Dieser Muskel lässt sich nicht in einen M. flex. dig. long. subl. und einen M. flex. dig.

long. profundus teilen, ebenso sind die verschiedenen Ursprungsköpfe hier schwierig zu unterscheiden. Die Muskelmasse zerfällt doch in eine radiale kleinere und eine ulnare grössere Portion. Von diesen entspringt die radiale von der Volarfläche des Radius und vom Epic. med. hum. und ist unvollständig in zwei Köpfe geteilt, von denen der epikondyläre schwächer ist. Die ulnare Portion, die vom Epic. med. hum., vom Olecranon und Corpus ulnae entspringt, zeigt auch eine undeutliche Zweiteilung, so dass man einen volaren epikondylären und einen dorsalen ulnaren Kopf unterscheiden kann. Diese verschiedenen Köpfe hängen schon muskulös miteinander zusammen und entwickeln eine gemeinsame Sehne, die ungeteilt bis zur distalen Vola verläuft. Diese Sehne, die aller Wahrscheinlichkeit nach mit der Sehne des M. flex. dig. long. prof. der anderen Marsupialier gleichzustellen ist, sendet eine kleine Sehne zum 4. Finger und teilt sich dann in zwei kräftige Endsehnen, die zum 2. und 3. Finger ziehen, und hier hauptsächlich an der Basis der Endphalange inserieren. Etwas vor der Insertion spaltet sich jedoch die Sehne in ein stärkeres volares und ein dünneres dorsales Blatt, von denen das letztere sich am distalen Ende der 2. Phalange befestigt. Sowohl der rudimentäre Daumen als der ebenso verkümmerte 5. Finger entbehren einer Sehne des langen Flexors.

Der hauptsächlichste Nerv des Muskels ist der N. medianus, der beiden Ursprungsportionen Zweige zusendet. Der N. ulnaris teilt den ulnaren Fasern wenige Zweige zu.

Auf der Volarseite der Sehnen des zuletzt beschriebenen Muskels trifft man in der Hand feine perforierte Sehnen, die wahrscheinlich Reste eines perforierten Flexors darstellen. An der rechten Hand bemerkte ich zwei solche Sehnen, an der linken nur eine. Sie entspringen von der Dorsalfläche der Sehne des M. palm. long. und laufen längs der Volarfläche der Sehnenscheiden des 2. und 3. Fingers an der rechten

und längs der des 3. Fingers an der linken Hand. Die betreffenden Sehnen befestigen sich nach der Perforation an der Basis der 2. Phalange, ganz wie die Sehnen des *M. flex. dig. long. subl.* oder des *M. flex. brev. man.* — Hier sehen die in Frage stehenden Sehnen wegen ihres volaren Ursprungs aus wie Reste des letztgenannten Muskels. Bei *Perameles lagotis* sollen aber diese Sehnen nach Young (47) (1882 S. 231) von der Volarfläche der Sehnen des langen Fingerbeugers entspringen und hier entschieden als Reste des *M. flex. dig. long. subl.* aufzufassen sein.

Das Fehlen des oberflächlichen langen Fingerbeugers ist wohl hier als Folge einer regressiven Entwicklung und nicht etwa als eine ursprüngliche Anordnung der Muskulatur des betreffenden Tieres anzusehen, ein Verhalten, das seine Bestätigung schon darin findet, dass man hier Reste vom *M. flex. dig. long. subl.* konstatieren kann. Sowohl das Verschwinden des letztgenannten Muskels als die eigentümliche, kräftige Ausbildung des *M. palm. long.* durften wohl von der Anwendung der Finger beim Graben abhängig sein, wo in erster Linie die ganze Hand und besonders die letzten Phalangen mehr gebeugt werden, wogegen die Beugung der 2. Phalange an und für sich weniger in Anspruch genommen wird.

Mm. lumbricales. Von der Volarfläche der Flexorsehne, ungefähr in der Höhe der Abgangsstelle der Sehne des 4. Fingers entspringen die drei *Lumbricales*, die zu dem 2., 3. und 4. Finger ziehen. Diese kleinen Muskelbäuche befestigen sich sehnig an der Radialseite der entsprechenden Finger in der Höhe der Grundphalange und gehen zur Dorsalaponeurose über. — Ausser dem genannten Ursprung erhält der erste *Lumbricalis* der rechten Hand eine Ursprungssehne, die sich im Unterarm von der gemeinsamen Flexorsehne abzweigt.

Alle drei *Lumbricales* werden vom *N. medianus* innerviert.

Im Ballen des reduzierten Daumens (Fig. 14) trifft man nur einen kleinen Muskelbauch, der wahrscheinlich in sich die Elemente der beiden oberflächlichen Daumenmuskeln birgt, seiner Lage und Funktion nach aber näher dem *M. flexor pollicis brevis sublimis* entspricht. Dieser Muskel entspringt vom *Lig. carp. transv.*, verläuft längs der Volarfläche des 1. Metacarpalknochens und befestigt sich an derselben Fläche der Basis der kurzen Grundphalange. Die exakte Bestimmung der Insertionsstelle ist wegen der Kleinheit der Phalange sowie wegen der fehlenden Sehne des langen Flexors schwierig. Es sieht aber so aus, als inserierte der Muskel an der ganzen Volarfläche der Basis, obwohl sich die meisten Fasern zu deren Radialseite hinziehen.

Innervation: *N. medianus*.

Die oberflächlichen Muskeln des Hypothenarballens (Fig. 14) sind innig miteinander verwachsen und sehen aus wie ein einheitlicher Muskelbauch. Doch gibt es verschiedene Momente, die hier zwei Muskeln, den *M. abd. dig. V.* und den *M. flex. dig. V. brev.* spurweise erkennen lassen. — *M. abductor digiti V.* wird von den ulnaren Fasern der genannten Muskelmasse gebildet und liegt auf gewöhnliche Weise am ulnaren Seitenrande der Hand. Er entspringt von den über das *Os pisif.* hinziehenden Fortsetzungen der Sehne des *M. flex. carp. uln.* sowie von dem genannten Knochen und verläuft ganz neben dem folgenden und mit ihm verwachsen nach der Basis der Grundphalange. Hier inseriert er an der ulnaren Volar- und Seitenfläche der genannten Phalange. — *M. flexor digiti V. brevis*. Die Fasern der betreffenden radialen Portion der oben genannten gemeinsamen Muskelmasse entspringen von denen des vorigen Muskels, getrennt vom *Lig. carp. transv.*, verlaufen längs der Volarfläche des 5. Metacarpale und inserieren mit dem *Abductor* zusammen, aber mehr an der Volarfläche der Basis der Grundphalange. — Die letztbeschriebenen Fasern geben sich nicht

nur durch ihren abweichenden Ursprung, sondern auch durch ihr Verhalten zum Ramus volaris profundus n. ulnaris als einen besonderen Muskel zu erkennen. Der genannte Nervenzweig, der gewöhnlich die Grenze zwischen dem M. abd. dig. V. und dem M. flex. dig. V. brev. bezeichnet, geht auch hier derart in die Tiefe hinein, dass die Ursprungsfasern des oben beschriebenen Abductors auf seiner ulnaren, die des Flexors auf seiner radialen Seite liegen bleiben. Tiefer hinabgelangt, sendet der genannte Nerv volar-radialwärts einen Zweig ab, der durch die genannte Muskelmasse zieht und sich in der Weise in zwei Portionen teilt, dass ein Teil ihrer Fasern auf seiner volaren, ein anderer auf seiner dorsalen Seite liegt. Ob dieser Zweig eine Grenze zwischen den verschiedenen Teilen dieser Muskelmasse markiert oder ob er vielleicht nur den radialen von diesen, den M. flex. dig. V. brev. perforiert, ist nicht ermittelt worden; jedenfalls ist zu bemerken, dass ich bei einigen anderen Marsupialiern (z. B. Phalanger) zwischen dem dort gut voneinander gesonderten M. flex. dig. V. brev. und M. oppon. dig. V. einen entsprechenden Nervenzweig gefunden habe.

Die erwähnten Muskeln des Kleinfingerballens werden vom Ramus volaris profundus n. ulnaris innerviert.

M. adductor pollicis (Fig. 14) ist ein kleiner Muskel, der auf der Volarfläche der Mm. flex. brev. prof. liegt. Er entspringt höher proximalwärts als die anderen tiefen Muskeln der Hand von den radialen Carpalligamenten, wobei er sich ulnarwärts bis zur Nähe der Basis des 3. Metacarpale erstreckt und so mit den Ursprungsfasern des M. add. dig. II. in Berührung kommt. Er zieht über die proximalen Enden der Mm. flex. brev. prof. des 2. Fingers hinweg und inseriert mit dem oben beschriebenen Daumenmuskel zusammenfließend an der ulnaren Seite der Basis der 1. Grundphalange.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

M. adductor digiti II. (Fig. 14) ist ein deutlich hervortretender länglich-dreieckiger Muskel, der von den Carpalligamenten etwas oberhalb der Basis des 3. Metacarpale entspringt. Er verläuft zwischen den *Mm. flex. brev. prof.* des 2. und 3. Fingers, wobei er distalwärts ganz in demselben Niveau wie diese liegt, gelangt so nach der ulnaren Seitenfläche der Basis der 2. Grundphalange und inseriert dort halbsehnig.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

M. adductor digiti IV. (Fig. 14) ähnelt dem vorigen, was Grösse und Form betrifft und liegt auf entsprechende Weise zwischen den *Mm. flex. brev. prof.* des 3. und 4. Fingers. Er entspringt von dem Teil des Carpus, der am nächsten ulnarwärts von der Basis des 3. Metacarpale liegt und befestigt sich etwas mehr dorsal als der vorige auf der radialen Seitenfläche der Basis der 4. Grundphalange.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

Die zwei letzten Muskeln konvergieren proximalwärts gegen einander, so dass sie den Ursprung der *Mm. flex. brev. prof.* des Mittelfingers bedecken.

M. adductor digiti V. (Fig. 14) kommt nur andeutungsweise vor und hauptsächlich durch bindegewebige Stränge repräsentiert. Doch kann man zwischen diesen auch Muskelfasern erkennen. Diese entspringen vom Carpus, oberhalb der Basis des 4. Metacarpale, hängen mit den Fasern des *M. add. dig. IV.* zusammen und inserieren an der radialen Seite des 5. Fingers, wo sie sich so im Bindegewebe verlieren, dass eine genauere Bestimmung der Insertion nicht möglich ist.

Auch dieser Muskel liegt so wie die anderen Adductoren auf der Volarseite des *Ramus volaris profundus n. ulnaris.* Ein Zweig, der von diesem zu den betreffenden Muskelfasern führen würde, ist indessen nicht gefunden worden.

Mm. flexores breves profundi (*Mm. interossei volares* [Fig. 14]). Jeder der drei nicht rudimentären Finger

haben zwei von diesen Muskeln, die paarweise zusammenhängend von den distalen Carpalknochen und von den proximalen Enden der Metacarpalien entspringen und an beiden Seiten der Basis der Grundphalangen an deren Volar- und Seitenfläche inserieren. Der 5. Finger hat nur einen *M. flex. brev. prof.*, der vom Carpus unter Bedeckung des *M. add. dig. V.* zur radialen Seitenfläche der Grundphalange zieht. — Diese Muskeln liegen alle in demselben Plan auf der Volarfläche der Metacarpalien, wobei jedes Paar von einem schmalen Ursprung distalwärts etwas breiter wird und erst gegen die Mitte des entsprechenden Metacarpalknochens in zwei Endzipfel zerfällt.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

Mm. extensores breves manus (*Mm. interossei dorsales*). Auf der Dorsalseite der Hand sieht man vier *Mm. ext. brev. man.*; deren Ursprünge von den Fasern der letztbeschriebenen Muskeln getrennt sind, deren distale Enden dagegen, besonders die Insertion, mit ihnen zusammenhängen. — Der erste dieser Extensoren entspringt vom 1. Metacarpale und von dem ulnarwärts von dessen Basis liegenden Teil des Carpus und läuft nach der Basis des 2. Fingers, wobei er mit dem radialen *M. flex. brev. prof.* des genannten Fingers so zusammenhängt, dass er von der Volarseite her als ein radialer Kopf dieses Muskels aussieht. Er befestigt sich an der Radialseite der Basis der 2. Grundphalange. — Der zweite entspringt von dem 2. und 3. Metacarpale und inseriert an der Ulnarseite der Basis der Grundphalange des 2. Fingers. — Der dritte läuft von dem 3. Metacarpale zur ulnaren Seite der 3. Grundphalange und der vierte auf ähnliche Weise von dem 4. Metacarpale zur Ulnarseite der Grundphalange des 4. Fingers. — Hier konvergieren also diese dorsalen Muskeln gegen eine Achse, die durch den 2. Finger verläuft.

Zu diesen Muskeln ist vom Ramus volaris profundus n. ulnaris nur ein Zweig wahrgenommen worden, der zwischen

dem 3. und 4. Metacarpale verläuft und sich zu dem 3. der betreffenden Muskeln begibt. Die Innervation der anderen Mm. ext. brev. man. ist nicht ermittelt worden.

Phascolaretos cinereus.

Die Hand ist hier von dem gewöhnlichen Typus abweichend und sehr eigentümlich gebildet. Die zwei radialen Finger liegen ganz nebeneinander weit von den drei ulnaren entfernt und sind gegen diese opponierbar. Alle Finger sind gut entwickelt, besonders der 3. und 4.; der letztere ist der kräftigste Finger der Hand. Der 5. ist der schwächste, wird aber von den zwei radialen sehr wenig an der Länge übertroffen. Sie sind alle mit kräftigen, von den Seiten her zusammengedrückten krummen Klauen ausgestattet. Die Vola ist mit einer verhältnismässig dicken Haut versehen, welche ganz voll von kleinen papillenartigen Verdickungen ist. Sie ist an verschiedenen Stellen trittkissenartig vorgewölbt; das so gebildete proximale ulnare Kissen, welches distalwärts von dem Os pisif. liegt, ist besonders zu erwähnen.

Das Tier lebt hauptsächlich an Bäumen, wo ihm die zu vortrefflichen Greiforganen geformten Hände gut zustatten kommen. Ausserdem soll das Tier seine vorderen Extremitäten nicht selten zum Aufgraben von Wurzeln anwenden.

Muskelbefunde.

M. pronator teres hängt verhältnismässig wenig mit dem M. flex. carp. rad. zusammen, wobei seine Fasern direkt vom Epic. med. hum. und von einem Sehnenblatt, das sich zwischen diesem Muskel und dem M. flex. carp. rad. befindet, entspringen. Der Ursprung sowie der ganze Muskel sind bei einem jungen Exemplar vollständig muskulös, bei einem erwachsenen Tiere mit Sehnenfasern vermischt. Der Muskelbauch,

welcher in der Richtung distal- und radialwärts verläuft, wird infolge der Divergenz seiner Fasern distalwärts dünner, je mehr er sich dem radialen Rande des Radius nähert. Seine halbsehnige Insertion erstreckt sich längs der radialen Volarfläche des genannten Unterarmknochens ungefähr längs dem mittleren Drittel des Unterarms.

Der *N. medianus* sendet dem besprochenen Muskel einen selbständigen Zweig zu.

M. flexor carpi radialis liegt zwischen dem radialen epikondylären Kopf des *M. flex. dig. long.* und dem *M. pron. ter.*, mit welchen beiden er so zusammenhängt, dass seine beiderseitigen Randfasern von der sehnigen Platte zwischen denselben entspringen. Die mittleren Fasern nehmen ihren Ursprung vom *Epic. med. hum.* Ungefähr an der distalen Grenze des oberen Viertels des Unterarms wird der Muskelbauch frei, und von dieser Stelle ab sieht man auf seiner Oberfläche die Endsehne allmählich durch federförmiges Zusammenfliessen der beiderseitigen Fasern entstehen. — Diese Sehne, die etwas distalwärts von der Mitte des Unterarms alle Muskelfasern aufnimmt, verläuft frei bis zur radialen Carpaleminenz; dort breitet sie sich aus und befestigt sich sowohl am *Os navic.* als am *Os mult. maj.* Die ulnarsten Fasern setzen ihren Verlauf noch eine Strecke fort und inserieren schliesslich an der Basis des 3. Metacarpale. Zwischen diesen Befestigungspunkten strahlen auch von der Sehne Fasern aus, die sich mit den Carpalligamenten zusammenflechten. — Während die hauptsächliche Insertion des betreffenden Muskels bei dem erwachsenen Tiere wie oben beschrieben an den Carpalknochen stattfindet, befestigt sich die entsprechende Sehne bei dem jungen Tiere an den Basen des 2. und 3. Metacarpale und nur durch einen schwächeren Zipfel am *Os mult. maj.*

Der *N. medianus* sendet oberhalb des *Foram. suprac.* ganz neben der Ausgangsstelle des Zweiges zu dem *M. pron. ter.*

einen Zweig ab, der mit dem Hauptstamm durch das Foramen hindurch verläuft und für den *M. flex. carp. rad.* bestimmt ist.

M. palmaris longus hängt vermittelst seiner ulnaren Fasern mit dem *M. flex. carp. uln.*, vermittelst der radialen mit dem radialen epikondylären Kopf des *M. flex. dig. long.* und vermittelst seiner tieferen mit der Volarfläche eines tieferliegenden ulnaren epikondylären Kopfes des letztgenannten Muskels zusammen. Mit dem *M. flex. carp. uln.* und dem radialen epikondylären Kopf des *M. flex. dig. long.* hat er eine gemeinsame sehnige Zwischenplatte, von der seine ulnaren Fasern entspringen. Die mittleren Fasern dieses Muskels entspringen direkt vom *Epic. med. hum.* Die Ursprungsfasern konvergieren federförmig nach der Mitte des Muskelbauches zu, wo sich die Endsehne allmählich entwickelt. Der muskulöse Teil reicht distalwärts bis über die Mitte des Unterarms. Die einheitliche Endsehne lässt sich bis zur Höhe des *Lig. carp. transv.* verfolgen. Hier breitet sie sich so aus, dass sie den distalen Rand des genannten Ligaments bilden hilft und da mit dem distalen Kopf des *M. flex. dig. V. brev.* und mit dem *M. oppon. dig. V.* zusammenhängt. Die direkten Fortsetzungen der Sehne laufen etwas divergierend in der Vola weiter, wo man zwei stärkere Endzipfel erkennt, die sich an beiden Seiten des distalen Endes des 4. Metacarpale befestigen und so die langen Flexorsehnen des entsprechenden Fingers umgreifen. Schwächere Zipfel gehen zu dem 2., 3. und 4. Finger, wo sie auf entsprechende Weise deutlich wahrnehmbare Scheiden für die Sehnen bilden. An der linken Hand des jungen Tieres setzt sich der Muskel in zwei Sehnen fort, welche nebeneinander nach der Vola verlaufen; auf der rechten Seite befand sich auch hier nur eine Sehne.

Der *N. ulnaris* entsendet, wie bei den anderen Marsupialiern, von der Konkavität seiner postkondylären Verlaufstrecke einen Zweig, der u. a. auch für den genannten Muskel bestimmt ist. Ausserdem gibt der genannte Ulnariszweig auch an die beiden

epikondylären Köpfe des *M. flex. dig. long.* Äste ab, wobei alle diese drei Äste mit je einem Ast des *N. medianus* anastomosieren, und erst die solcherart von den beiden genannten Nerven gebildeten Stämme die in Frage stehenden Muskeln innervieren.

M. flexor carpi ulnaris besteht aus zwei Bäuchen, die erst etwas oberhalb der Insertionsstellen des Muskels miteinander verschmelzen. Er liegt ulnarwärts von dem vorigen auf der ulnaren Volarfläche des Unterarms und hängt ausser mit diesem Muskel noch mit der sehnigen Volarfläche des ulnaren epikondylären Kopfes des *M. flex. dig. long.* zusammen. Seine ulnaren Fasern entspringen vom *Corpus* und *Olecranon ulnae* und die radialen vom *Epic. med. hum.* und von einer Sehnenplatte, die sich zwischen diesem Muskel und dem *M. palm. long.* befindet. Die beiden bisher erwähnten oberflächlichen Ursprungsportionen konvergieren federförmig nach der Mitte des Muskels zu und bilden da, wo sie miteinander zusammenfliessen, eine sehnige, längsverlaufende Raphe, die wenigstens auf der Oberfläche des Muskels deutlich zu unterscheiden ist. Diese Raphe wird distalwärts allmählich breiter und geht etwas oberhalb des *Os pisif.* ganz in die Endsehne über. Ehe diese Sehne sich am *Os pisif.* befestigt, nimmt sie an ihrer Dorsalfläche die Sehne des zweiten Kopfes des Muskels auf. Dieser Kopf, der von dem übrigen Teil des Muskels nicht vollständig gesondert ist, wird durch die distalsten von der Ulna entspringenden Fasern gebildet. Diese entwickeln auf ähnliche Weise wie der oben beschriebene Teil des Muskels durch Konvergenz seiner Fasern erst eine in der Mitte des Kopfes verlaufende Raphe, welche dann zur Endsehne dieser Portion wird. Nachdem diese beiden Sehnen miteinander verschmolzen sind, befestigt sich die gemeinsame Endsehne am *Os pisif.* Bei dem jungen Tiere ist nur ein einheitlicher Muskelbauch bemerkbar.

Innervation: *N. ulnaris.*

M. flexor digitorum longus sublimis spaltet sich erst unterhalb der Mitte des Unterarms von der Volarfläche der beiden epikondylären Köpfe des *M. flex. dig. long.*, hauptsächlich aber von dem radialen derselben ab. Er bildet einen einheitlichen Muskelbauch, der sich distalwärts in drei Endzipfel teilt. Jeder von diesen entsendet eine besondere Sehne; von diesen ist die ulnarste die kräftigste und teilt sich bald in zwei Zipfel. Die so entstandenen vier Endsehnen sind alle sehr fein, besonders die des 5. Fingers, und entsprechen der Stärke des Fingers, zu dem sie gehören, so dass die Sehne des kräftigsten 4. Fingers auch die kräftigste ist. In der Nähe des Metacarpophalangealgelenkes vereinigen sich die Sehnen mit den die tiefen Flexoren bedeckenden Bindegewebszügen, setzen sich aber bald darauf als perforierte Sehnen in zwei Endzipfeln fort, um an der Basis der 2. Phalange zu inserieren. — Bei dem jungen Tiere fand ich zu dem betreffenden Muskel nur drei Sehnen, die den drei mittleren Fingern angehören. Immerhin scheint das Vorhandensein der vier obenerwähnten Sehnen der häufigste Befund zu sein; in dieser Weise hat auch Young (47) (1882 S. 231) dieselben beschrieben.

Der *N. medianus* sendet einen volaren Ast zu dem gemeinsamen Teil des Muskels.

M. flexor digitorum longus profundus. Die langen Fingerbeuger bilden im oberen Teil des Unterarmes einen gemeinsamen Ursprungsteil des *M. flex. dig. long.* Er ist aus zwei Hauptportionen, einer radialen und einer ulnaren, zusammengesetzt. Die radiale Portion erscheint fast einheitlich; höher hinauf kann man jedoch eine Grenze zwischen einem epikondylären und einem tieferen Kopf finden. Zwischen diesen Köpfen verläuft nämlich jener Zweig des *N. medianus* durch, der mit einem Zweige des *N. ulnaris* anastomosiert und, wie früher beschrieben, u. a. den *M. palm. long.* innerviert. Dieser Zweig schneidet eine Spalte in die Masse der radialen Portion hinein.

Die beiden so entstandenen Köpfe verschmelzen aber schon hoch oben miteinander und bilden, nachdem sich der *M. flex. dig. long. subl.* abgetrennt hat, den radialen Teil der gemeinsamen Endsehne des *M. flex. dig. long. prof.* — Die ulnare Portion zerfällt dagegen in drei deutlich getrennte Köpfe. Ein volarer epikondylärer Kopf entspringt vom *Epic. med. hum.* unter dem *M. flex. carp. uln.*, ein tiefer liegender intermediärer Kopf kommt etwas radialwärts von dem vorigen und unterhalb desselben sowie auch unterhalb des *M. palm. long.* ebenfalls vom *Epic. med. hum.*, und ein ulnarer Kopf entspringt unter den zwei erstgenannten von der Volarfläche der Ulna. Diese drei Köpfe bilden gemeinsam den ulnaren Teil der Sehne des *M. flex. dig. long. prof.*, der sich erst im distalen Teil des Unterarmes von dem oberflächlichen langen Fingerbeuger trennt. Die gemeinsame Sehne des *M. flex. dig. long. prof.* läuft ungeteilt durch den *Canalis carpi*, zerfällt erst in der Vola in fünf Endsehnen und sendet so einen Zipfel zu der Basis der Endphalange jedes Fingers.

Die radiale Portion wird vom *N. medianus* innerviert, die verschiedenen Köpfe der ulnaren Portion erhalten je eine Doppelinnervierung seitens des *N. medianus* und *N. ulnaris* (siehe unter *M. palm. long.*!).

Mm. lumbricales. Hier gibt es nur zwei *Lumbricales*, die zu dem 3. und 4. Finger gehören. Sie entspringen von beiden Seiten der tiefen Flexorsehne des 3. Fingers, so dass der radiale von ihnen auch Ursprungsfasern von der entsprechenden Sehne des 2., der ulnare von der des 4. Fingers erhält. Diese kleinen Muskeln laufen in distaler und ulnarer Richtung nach der radialen Seitenfläche der 3. und 4. Grundphalange. Hier inserieren sie an der genannten Seitenfläche und helfen auch die Dorsalaponeurose bilden.

Der *N. medianus* innerviert die beiden Muskeln.

M. abductor pollicis brevis (Fig. 15) besteht aus drei Faserschichten, welche jedoch innig zusammenhängen und nur durch verschiedenen Ursprung erkennbar sind. Die volarsten Fasern entspringen direkt von der unteren Fläche der Haut einer trittkissenartigen Vorwölbung auf dem Thenarballen sowie von den volaren Fascien. Die darauffolgenden etwas tieferen radialen Fasern entspringen von dem kleinen radialen Carpalknorpel (*Praepollex*, *Bardleben*), der mit der Sehne des *M. abd. poll. long.* und der des *M. palm. long.* zusammenhängt. Die tieferen Fasern, die innig mit dem *M. flex. poll. brev. subl.* zusammenhängen, entspringen von den radialen Carpalknochen (besonders vom *Os navic.*). Die Fasern des Muskels verlaufen längs der radialen Seitenfläche des Daumens, wobei sie nur wenig konvergieren, und gehen in der Nähe des Metacarpophalangealgelenkes in eine Sehnenplatte über, die an der Radialseite des Daumens mit der Dorsalaponeurose zusammenhängt. Mit seiner Dorsalfläche schliesst sich der Muskel dem *M. flex. poll. brev. subl.* so innig an, dass eine vollständige Trennung der beiden Muskeln nur am Ursprung möglich ist.

Der *N. medianus* entsendet schon oberhalb des *Lig. carp. transv.* einen volaren Zweig, der für die Muskeln des Daumens bestimmt ist. Dieser gibt erst dem *M. flex. poll. brev. subl.* einen selbständigen Seitenast ab, worauf der Rest des Nerven den Abduktor innerviert und durch diesen hindurch ebenfalls zu dem *M. flex. poll. brev. subl.* gelangt.

M. flexor pollicis brevis sublimis (Fig. 15) liegt dorsal- und ulnarwärts von dem vorigen, mit dem seine volaren Fasern distalwärts verschmelzen. Er entspringt vom distalen Rande des *Lig. carp. transv.*, wo man sehnige Fortsetzungen des Muskels bis zur Ulnarseite der Handwurzel verfolgen kann. Hier treffen sie mit ähnlichen Fasern des *M. oppon. dig. V.* und *M. flex. brev. dig. V.* zusammen und bilden mit ihnen und mit den Ausstrahlungen der Palmarissehne das genannte Li-

gament. Der Muskel erstreckt sich distal- und radialwärts, wobei seine oberflächlichsten Fasern, wie schon angeführt, mit den ulnaren Fasern des *M. abd. poll. brev.* gemeinsam inserieren. Die tieferen setzen sich aber direkt an der radialen Volarfläche der Basis der Grundphalange des Daumens an.

Alle Fasern des Muskels haben jedoch nicht denselben Verlauf. Ein Teil der volarsten Fasern verläuft nämlich, zu einem schwachen Muskelbauch vereinigt, viel querer radialwärts und verbindet sich mit der radialen Seite der Dorsalfläche des *M. abd. poll. brev.* Dieser Muskelbauch, der zweifellos eine Abspaltung des betreffenden Daumenbeugers ist, sieht gewissermaßen aus wie ein *M. oppon. poll.*

Wie schon früher beschrieben, empfängt dieser Muskel mit dem *M. abd. poll. brev.* einen gemeinsamen Nervenast und ausserdem einen anderen selbständigen, welche beide von einem Zweig des *N. medianus* herrühren.

M. flexor pollicis brevis profundus (Fig. 15). Unter dem oberflächlichen Daumenbeuger befindet sich ein Muskelbauch, den man seiner Insertion nach in zwei Portionen teilen kann, obwohl beide innig miteinander zusammenhängen und nur als zwei Endzipfel, *Caput radiale* und *Caput ulnare*, eines Muskels erscheinen. Dieser Muskel entspringt vom *Lig. carp. transv.* an der Stelle, wo sich dieses an den radialen Carpalknochen befestigt, sowie vom *Os mult. maj.* Der Verlauf dieses Muskels folgt ganz der Richtung des 1. Metacarpalknochens, auf dessen Volarfläche er sich befindet. Distalwärts gibt er die beiden Endzipfel ab, von denen jeder auf seiner Seite an der Volarfläche der Basis der Grundphalange inseriert. Der radiale Endzipfel breitet sich ulnarwärts so aus, dass seine ulnarsten Fasern auf die Dorsalfläche der entsprechenden Sehne des *M. flex. dig. long. prof.* zu liegen kommen.

Von der Volarfläche her kommen zu diesen Muskeln Zweige vom *N. medianus*. Ausserdem habe ich einen feineren Ast des

Ramus volaris profundus n. ulnaris, der unter dem radialen Rande des M. abd. poll. hervortritt, zwischen dem ulnaren Zipfel dieses Muskels und dem 1. Metacarpale radialwärts verfolgt, so dass hier möglicherweise eine Doppelinnervation vorliegt. Es ist mir jedoch nicht gelungen, den Eintritt des Nerven in den Muskel nachzuweisen.

M. opponens pollicis. Nach Macalister [26] (1872, S. 131) soll *Phascolarctos cinereus* einen M. oppon. poll. besitzen. Young [47] (1882, S. 234) dagegen sagt ausdrücklich, dass dieser Muskel bei dem erwähnten Tiere nicht vorkomme. Was die zwei von mir untersuchten Exemplare anbetrifft, so habe ich nur bei dem Erwachsenen eine schon unter dem M. flex. poll. brev. subl. erwähnte, oberflächliche, schräg verlaufende Abspaltung dieses Muskels angetroffen, der in gewissen Punkten dem M. opponens ähnelt; ein am 1. Metacarpale inserierender M. opponens pollicis ist aber nicht angetroffen worden.

M. abductor digiti V. (Fig. 15) ist ein kräftiger Muskelbauch, der vom Os pisif. vom Lig. piso-metacarpeum und von den sich über dem Carpalkanal erstreckenden Fascien, sowie von der Sehne des M. flex. carp. uln. entspringt. Die radialen Fasern vereinigen sich zu einem von dem ulnaren Teil des Muskels getrennten radialen Ursprungskopf, welcher längs der radialen Seite des Os pisif. aufwärts steigt und etwas weiter proximalwärts mit der Sehne des ulnaren Carpalflexors zusammenhängt. Distalwärts verschmilzt er etwas unterhalb des Os pisif. mit dem ulnaren Ursprungskopf, und die so vereinigten Fasern laufen distalwärts in Form eines kleinen Muskelbauches, dessen tiefere Fasern gleich darauf merkbar dorsalwärts gerichtet sind. Nach einem kurzen Verlauf entwickelt der Muskel eine platte Sehnenaponeurose, die längs der ulnaren Seitenfläche des 5. Metacarpale in der Richtung der muskulösen Fasern verläuft. Ihr volarer Rand ist kräftiger als der dorsale und bildet die stärkere Fortsetzung des Muskels. Sie inseriert teilweise an der ulnaren Seitenfläche der Basis der 5. Grundphalange, geht aber grösstenteils in die Dorsalaponeurose dieses Fingers über. Die dorsalen Fasern, die den dünneren

Teil der genannten Sehnenplatte bilden, haben eine mehr querverlaufende Richtung und inserieren längs den vier distalen Fünfteln des 5. Metacarpale, wobei sie distalwärts kontinuierlich mit der zuerst beschriebenen Insertion zusammenhängen.

Der Muskel erhält einen Zweig vom Ramus volaris profundus n. ulnaris.

Nach den verschiedenen Faserrichtungen zu urteilen, wirkt der Muskel sowohl abduzierend als opponierend auf den 5. Finger.

M. flexor digiti V. brevis (Fig. 15). Radialwärts von dem letztbeschriebenen Muskel befindet sich ein mit zwei getrennten Ursprungsköpfen entspringender Muskel, der den kurzen Beuger des 5. Fingers darstellt. Beide Ursprungsköpfe, sowie der durch ihre Verschmelzung entstandene Muskelbauch sind relativ schwach. Der ulnare Kopf entspringt von dem proximalsten Teil des Lig. carp. transv. mit einer langen schmalen Ursprungssehne, der radiale etwas kräftigere, kommt weit von dem vorigen getrennt von dem distalen Rande desselben Ligaments, sowie von der Sehne des Palmaris longus und ist am Ursprung gleichfalls sehnig. Die beiden Köpfe vereinigen sich unter Bildung eines Muskelbauches, dessen ulnare Fasern sich etwas oberhalb des Metacarpophalangealgelenkes mit der Endsehne des Abductors verbinden, dessen radiale Fasern sich aber selbständig an der ulnaren Seitenfläche der Basis der Grundphalange ansetzen und teilweise die Dorsalaponeurose erreichen. — Bei dem jungen Tiere wurde der entsprechende Muskel durch einen kräftigen Bauch repräsentiert, welcher weiter proximalwärts und vollständiger als bei dem erwachsenen Tiere mit dem *M. abd. dig. V.* zusammenhing.

Der gemeinsame Bauch des Muskels erhält einen Zweig von dem Ramus volaris profundus n. ulnaris. Dieser Zweig geht auch zum Teil durch den Muskel hindurch und verschwindet in der Masse des folgenden Muskels.

M. opponens digiti V. (Fig. 15) liegt tiefer als die zwei letztbeschriebenen Muskeln, direkt auf der Volarseite des *Ramus volaris profundus n. ulnaris*. Er entspringt mit einer kräftigen Sehne von der Volarfläche des *Lig. carp. transv.* und vom *Hamulus oss. hamat.*, wobei er, besonders deutlich bei dem jungen Tiere, mit den Ursprungsfasern des *M. flex. dig. V. brev.* zusammenhängt. Der Muskel hat einen quer ulnar- und distalwärts gerichteten Verlauf, wobei er die zwei oberflächlichen Muskeln des 5. Fingers dorsal kreuzt. Seine Endsehnenplatte vereinigt sich mit der oben beschriebenen breiten Endsehne des *M. abd. dig. V.*, mit welcher sie an dem ulnaren Seitenrande des 5. Metacarpale inseriert.

Ein Zweig des *Ramus volaris profundus n. ulnaris*, der durch den kurzen Flexor des 5. Fingers hindurch zum *M. opponens* verläuft, ist bereits früher erwähnt worden. Ausserdem erhält dieser noch einen ausschliesslich für ihn bestimmten Ast desselben Nervenstammes.

Alle die zuletzt beschriebenen kurzen Muskeln des 5. Fingers hängen also an ihrer Insertion miteinander zusammen. Sie scheinen auch alle mehr oder weniger dieselbe opponierende Wirkung auf den 5. Finger ausüben zu können; eine Abduktion kommt wohl nur durch die Kontraktion der volarsten Fasern des *M. abd. dig. V.* und eine reine Flexion kaum durch die Wirkung dieser Muskeln zustande.

M. adductor pollicis (Fig. 15) setzt sich aus zwei am Ursprung weit voneinander getrennten Köpfen zusammen. Der ulnare, distale derselben, der eigentliche funktionelle Adductor, entspringt von der Basis des 2. Metacarpale und von dem Abschnitt der Adductorenraphe, der sowohl den Fasern dieses Muskels als auch denen des *M. add. dig. V.* und den proximalen Fasern des *Add. dig. II.* zum Ursprung dient. Dabei ist der distalste Teil des Ursprungs etwas von dem proximal-radialen Rande des *M. add. dig. II.* bedeckt. Die Fasern dieses Kopfes,

die konvergierend nach den 1. Finger verlaufen, vereinigen sich mit denen des radialen Kopfes und befestigen sich an der ulnaren Seitenfläche der 1. Grundphalange etwas distalwärts von dem Metacarpophalangealgelenk, wobei sie sich auch bis zur Dorsalaponeurose erstrecken. Der radiale Kopf entspringt, in zwei nebeneinander liegenden Portionen geteilt von den Carpalligamenten kurz ulnarwärts von der Basis des 1. Metacarpale. Sie verlaufen längs dem ulnaren Rande des erwähnten Metacarpalknochens, schieben sich distalwärts auf die Volarfläche des ulnaren Kopfes, indem sie dessen proximale Fasern überkreuzen und sich mit dem distalen zu gemeinsamer Insertion vereinigen.

Die beiden Köpfe werden vom Ramus volaris profundus n. ulnaris innerviert, die radiale Portion des radialen Kopfes erhält ausserdem Zweige vom N. medianus.

Bei dem jungen Tiere sind auch die beiden beschriebenen Köpfe des Adductors deutlich voneinander getrennt, liegen aber doch einander näher. Eine Zweiteilung des radialen Kopfes ist hier nicht vorhanden auch keine Zweige vom N. medianus.

M. adductor digiti II. (Fig. 15). Die Sonderstellung des 2. Fingers hat eine ungewöhnlich kräftige Entwicklung seines Adductors hervorgerufen, wogegen der des Daumens eine ansehnlichere Grösse nicht erreicht. Der betreffende Muskel liegt übrigens in demselben Plan wie die anderen Adductoren, dehnt aber seinen Ursprung längs der Raphe proximalwärts in der Weise aus, dass er die distalen Fasern des *M. add. poll.* teilweise überlagert. Er entspringt von der genannten Raphe, ihrer ganzen Länge nach, sowie von den Bindegewebszügen auf dem 3. Metacarpophalangealgelenk und läuft mit konvergierenden Fasern nach der ulnaren Seite der Basis des 2. Fingers, wo diese ungefähr an der Mitte der Grundphalange in die Dorsalaponeurose übergeht.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

M. adductor digiti IV. (Fig. 15). Dieser Muskel, der bei dem von mir untersuchten erwachsenen Exemplare ganz fehlte, tritt bei dem jungen deutlich hervor. Er entspringt von der ulnaren Seite des distalen Teiles der Raphe, wo er mit den Fasern des *M. add. dig. II.* in Berührung kommt.

Die Fasern verlaufen zwischen den einander zugekehrten *Mm. flex. brev. prof.* des 3. und 4. Fingers, diese Muskeln zum Teil volar bedeckend, nach der Basis der 4. Grundphalange, wo sie an der radialen Seitenfläche neben dem entsprechenden *M. flex. brev. prof.* inserieren.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

Diesen Muskel hat Young (17) (1882, S. 232) bei dem von ihm untersuchten Tiere nicht beobachtet.

M. adductor digiti V. (Fig. 15) ist der kräftigste Adductor. Er entspringt sowohl von den ulnaren Carpalligamenten oberhalb der Basis des 4. Metacarpale als auch von der ulnaren Seite der Raphe. Die Fasern konvergieren nach der Basis des 5. Fingers zu, haben aber hier eine breite Insertion, so dass die proximalsten schon an der Radialseite des distalen Endes des 5. Metacarpale inserieren; die darauffolgenden befestigen sich kontinuierlich aneinander gereiht in einer schraubenförmigen Insertion, die distal- und dorsalwärts verläuft und sich schliesslich über die Basis der Grundphalange bis zur Dorsalaponeurose des betreffenden Fingers erstreckt.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

Die oben erwähnte Adductorenraphe erstreckt sich von der Mitte des Carpus oberhalb der Basis des 3. Metacarpale längs diesem bis zum 3. Metacarpophalangealgelenk, wo sie mit den Ligamenten des Gelenkes verschmilzt. Dorsalwärts hängt diese Raphe mit den beiderseitigen *Mm. flex. brev. prof.* des 3. Fingers innig zusammen und dient als Ursprung für deren volare Fasern. Infolgedessen kommt auch eine Abweichung der Lage dieser Fasern dadurch zustande, dass der *Ramus volaris profundus*

n. ulnaris, der unter der Raphe verläuft, auch unter den volaren Fasern dieser zwei genannten kurzen Beuger liegt und nicht, wie er es sonst regelmässig tut, eine genaue Grenze zwischen den Adductoren und den Mm. flex. brev. prof. bildet.

Mm. flexores breves profundi (Mm. interossei volares). Die zwei Köpfe des tiefen Daumenflexors, die auch zu diesen Muskeln gezählt werden müssen, sind schon früher beschrieben worden. Die drei mittleren Finger haben je zwei gut entwickelte Mm. flex. brev. prof., die näher dem Ursprung alle miteinander zusammenhängen. Sie entspringen von den Carpalligamenten, von einer derben Aponeurose, die sich vom Carpus über den gemeinsamen Teil der Muskeln erstreckt und von den Basen der Metacarpalknochen. Der radiale des 2. Fingers ist stärker als die anderen. Von seinem Ursprung, der auch mit den Endausbreitungen der Sehne des M. flex. carp. rad. in Zusammenhang steht, laufen seine Fasern quer-radialwärts, biegen sich über das Metacarpophalangealgelenk des betreffenden Fingers, schlagen dann einen mehr distalen Verlauf ein und vereinigen sich mit den entsprechenden Mm. ext. brev., mit den sie an der radialen Seitenfläche der Basis der Grundphalange inserieren. Die anderen Mm. flex. brev. prof. verlaufen paarweise längs der Volarfläche der entsprechenden Metacarpalknochen, weichen an deren Ende etwas auseinander und inserieren auf je ihrer Seite an der Seitenfläche der Basis der Grundphalange. Der 5. Finger hat nur einen radialen M. flex. brev. prof. (Fig. 15) und auch dieser ist nicht vollständig wie die anderen kurzen, tiefen Beuger gebaut. Der verhältnismässig kleine Muskelbauch entspringt unter dem Ramus volaris profundus n. ulnaris vom Hamulus ossis hamati, verläuft distal- und radialwärts und befestigt sich an einem Sehnenbogen, der sich zwischen den Basen der Grundphalangen des 4. und 5. Fingers ausspannt, und an dem auch der 4. kurze Extensor inseriert. Die Befestigungsstelle liegt näher dem 4.

als dem 5. Finger, so dass der Muskel durch seine Kontraktion hauptsächlich auf den ersteren Finger wirkt. Dass man trotz der ungewöhnlichen Insertion einen *M. flex. brev. prof.* vor sich hat, liegt wohl ausser allem Zweifel, denn seine charakteristische Ursprungsstelle stimmt vollständig mit derjenigen des radialen *M. flex. brev. prof.* des 5. Fingers bei anderen Tieren überein, und eine Verschiebung der Insertion längs dem oben erwähnten Sehnenbogen ist immer denkbar. — Bei dem jungen Exemplare kommen zwei kleine *Mm. flex. brev. prof.* des 5. Fingers an der rechten Hand vor. Sie entspringen gemeinsam von der Basis des 5. Metacarpalknochens und vom *Hamulus oss. ham.* und inserieren an beiden Seiten der Grundphalange, wie die anderen kurzen, tiefen Beuger. An der linken Hand desselben Tieres konnten diese Muskeln nicht gefunden werden.

Im Zusammenhang mit den *Mm. flex. brev. prof.* ist noch ein Muskelbauch zu erwähnen, der nur teilweise selbständig vorkommt, grösstenteils aber mit dem ulnaren *M. flex. brev. prof.* des 4. Fingers zusammenhängt und so gewissermassen einen distalen Insertionskopf desselben bildet. Ausser den schon beschriebenen Insertionsfasern hat nämlich der ulnare *M. flex. brev. prof.* des genannten Fingers noch Fasern, die sich von der volaren Fläche des betreffenden Muskels in Form eines besonderen Muskelbauches abtrennen lassen. Die Fasern desselben sondern sich teils von denen des kurzen tiefen Beugers, teils aber entspringen sie direkt von dem 4. Metacarpale, laufen über das Metacarpophalangealgelenk weiter distalwärts längs der ulnaren Seite der Grundphalange und befestigen sich an der Seitenfläche derselben nicht weit von deren distalem Ende (Fig. 15).

Die Abspaltung eines derartigen Muskels, der auf eine weitergehende Differenzierung der betreffenden *Mm. flex. brev. prof.* hindeutet, ist in ähnlicher Weise auch bei manchen Halbaffen zu beobachten, wo die hierdurch entstehenden Muskeln eine

höhere Entwicklung erreichen und an verschiedenen Fingern vorkommen.

Young (47) (1882, S. 233) beschreibt keine *Mm. flex. brev. prof.* für den 5. Finger.

Mm. extensores breves manus (*Mm. interossei dorsales*, Fig. 16) sind fast vollständig von den *Mm. flex. brev. prof.* getrennt. Es gibt ihrer im ganzen vier, einen in jedem Metacarpalzwischenraum. Der erste entspringt von der volaren Ulnarseite des 1. Metacarpale, dorsalwärts von dem radialen Kopfe des *M. add. poll.* Er verläuft distal-radialwärts, vereinigt sich mit dem radialen *M. flex. brev. prof.* des 2. Fingers und inseriert mit ihm zusammen, wobei die dorsalen Insertionsfasern von dem *M. ext. brev. man.* gebildet werden. — Der zweite *M. ext. brev. man.* ist aus zwei Muskelbäuchen zusammengesetzt, welche nicht ganz wie zwei Ursprungsköpfe desselben Muskels aussehen. Der radiale von diesen entspringt von der ulnaren Dorsalfläche der Basis des 2. Metacarpalknochens, sowie von dem Teil des Carpus, der in der Nähe der Basen des 2. und 3. Metacarpale liegt. Die Fasern dieser beiden Ursprünge konvergieren distalwärts und geben diesem Kopf ein gefiedertes Aussehen. Der ulnare Kopf entspringt hauptsächlich von der radialen Dorsalfläche des 3. Metacarpale mit etwas divergierenden Fasern. Von der Mittellinie dieses Kopfes divergieren die Fasern distalwärts, wodurch dieser Kopf eine im Verhältnis zu dem vorigen umgekehrte Fiederung erhält. Infolge dieses Verlaufes ist auch die Insertion des erwähnten Kopfes etwas ausgebreitet. Die beiden Köpfe inserieren nämlich an einem Sehnenbogen, der sich zwischen den Gelenkkapseln der Metacarpophalangealgelenke, sowie den Basen der Grundphalange des 2. und 3. Fingers ausspannt. Vor der Insertion vereinigen sich die Fasern dieser beiden Köpfe unvollständig miteinander. Die beiden Enden des Sehnenbogens sind mit den proximalen Insertionsfasern der entsprechenden *Mm. flex. brev. prof.* vereinigt. — Der dritte *M.*

ext. brev. man. besteht ebenso aus zwei Köpfen, von denen der radiale an den dorsalen Carpalligamenten nahe den Basen des 3. und 4. Metacarpalknochens sehnig entspringt. Der ulnare, stärkere Kopf kommt unterhalb des vorigen von der radialen Seite der Basis des 4. Metacarpale und auch von den genannten Carpalligamenten. Die beiden Köpfe vereinigen sich unter Bildung eines Muskels, der sich zur radialen Seite der Dorsalaponeurose des 4. Fingers erstreckt. Er ist vollständig von den Mm. flex. brev. prof. getrennt. — Der vierte M. ext. brev. man. entspringt zweiköpfig von den einander zugekehrten dorsalen Seitenflächen des 4. und 5. Metacarpale. Die Fasern der beiden Köpfe verschmelzen miteinander und der so gebildete Muskel inseriert mit einer Sehne, die sich nach sehr kurzem Verlauf in zwei Endsehnen spaltet, welche an den Seitenflächen der Basen der 4. und 5. Grundphalange inserieren und so einen spitzwinkeligen Sehnenbogen bilden.

Diese Muskeln werden alle von Zweigen des Ramus volaris profundus n. ulnaris versorgt, wobei die innervierenden Zweige zwischen den entsprechenden Mm. flex. brev. prof. zu dem 1. und 2., durch den radialen M. flex. brev. prof. des 4. Fingers zu dem 3. und längs der Radialseite des radialen M. flex. brev. prof. des 5. Fingers zu dem 4. M. ext. brev. man. gelangen.

Phalanger orientalis.

Die Hand dieses Tieres ist der des Phascolarctos sehr ähnlich, die Finger sind aber verhältnismässig kürzer und alle ungefähr gleich stark. Die zwei radialen Finger bilden gemeinsam den radialen, gegen die drei ulnaren Finger opponierbaren Teil der Hand und sind durch einen grösseren Zwischenraum von den drei ulnaren getrennt, indem auch der 2. Finger wie ein Daumen funktioniert („a second thumb“ Young (46) 1879—80 S. 158). Die Finger sind kräftig, obwohl nicht besonders lang,

und tragen starke Krallen. Auf der Volarfläche der Hand sieht man fünf Erhebungen, von denen je eine auf dem Thenar- und Hypothenarballen, die anderen drei auf der Volarseite der Metacarpophalangealgelenke des 2., 4. und 5. Fingers sitzen. Ausserdem sind die Volarflächen der Endphalange stark vorgewölbt. Die genannten Erhebungen bilden aber keine gesonderten Trittkissen.

Die Hände bilden hier, wie bei *Phascolaretos* in Anpassung an die Lebensweise eine vortreffliche Greifhand. Das Tier lebt nämlich kletternd auf Bäumen.

Muskelbefunde.

M. pronator teres ist bis seiner halben Länge mit dem *M. flex. carp. rad.* verwachsen, wobei die distalsten Ursprungsfasern der beiden hier in Betracht kommenden Muskeln von einem Sehnenblatt, das sich zwischen ihnen vorschiebt, entspringen. Ausserdem kommen die meisten Fasern des Pronators vom *Epic. med. hum.*, wo ihr Ursprung vorwiegend muskulös ist. Einen tieferen Ursprung vom *Processus coronoideus ulnae*, wie ihn Kolster (22) (1901) gefunden hat, habe ich nicht konstatieren können. Der Muskelbauch haftet aber vermittelt einiger kräftigeren Bindegewebszüge an dem genannten Knochen. — Der anfangs etwas rundliche Muskelbauch verbreitet sich distalwärts und entwickelt auf seiner Oberfläche Sehnenfasern, welche sich allmählich zur Endsehne vereinigen. Die distalsten Fasern des Muskels bleiben bis zur Insertion, welche sich längs der zwei mittleren Viertel der Volarfläche des Radius hinzieht, fleischig.

Dieser Muskel wird von zwei Nervenästen innerviert: der eine proximale kommt von einem Zweige des *N. medianus*, welcher ausserdem den *M. flex. carp. rad.* innerviert, der andere entspringt selbständig von dem genannten Nerven.

M. flexor carpi radialis entspringt mit dem radialen epikondylären Kopf des *M. flex. dig. long.* sowie mit dem zuletzt

beschriebenen Muskel verwachsen vom Epic. med. hum. Er bildet einen relativ schwachen Muskelbauch, der längs der volaren Radialseite des Unterarms bis in die Nähe der Handwurzel muskulös verläuft. Hier geht er in seine Endsehne über, die, von den radialen Carpalligamenten eingeschleitet, ihren Verlauf zur Vola fortsetzt, wo sie sich an den Basen des 2. und 1. Metacarpale anhaftet.

Der N. medianus gibt diesem Muskel einen Zweig, der auch dem Pronator einen Ast zusendet.

M. palmaris longus ist hier vollständiger in verschiedenen Portionen gesondert als bei irgend einem anderen der von mir untersuchten Marsupialier und lässt sich distalwärts sogar in drei verschiedene Endzipfel zerlegen, welche je eine Sehne nach der Hand entsenden. Weiter nach oben ist der Muskel einheitlich und entspringt mit dem M. flex. carp. uln. und dem M. flex. dig. long. innig zusammenhängend vom Epic. med. hum. Der einheitliche Bauch spaltet sich aber schon sehr hoch in eine radiale, volare und in eine ulnare, dorsale Portion. Diese Portionen bilden zwei getrennte Muskelbäuche, von denen der radiale sich noch weiter distalwärts in zwei Zipfel, einen radialen und einen ulnaren teilt. Nach kurzem Verlauf senden sie ihre Endsehnen ab. Von diesen vereinigt sich die des radialen Zipfels mit dem oberflächlichen Blatt des queren Carpalligaments nicht weit von der Stelle, wo es die Vagina für die Sehne des M. flex. carp. rad. bildet, wobei sie mit dem radialen Carpalknorpel (Praepollex Bardeleben) zusammenhängt; die Sehne des ulnaren Zipfels befestigt sich tiefer am Lig. carp. transv. — Der ulnare Bauch des erwähnten Muskels ist etwas kräftiger als der letztbeschriebene radiale und sendet nur eine platte Sehne, die unter dem Lig. carp. transv. zur Vola verläuft um sich hier zur Palmaraponeurose auszubreiten.

Der M. palm. long. wird vom N. medianus und N. ulnaris innerviert. Der N. ulnaris sendet hinter dem medialen Epicon-

dylus einen starken Zweig ab. Dieser verläuft zwischen den beiden vom Epic. med. hum. entspringenden Köpfen des M. flex. dig. long. durch diesen Muskel hindurch, dem er übrigens seine Äste zuteilt. Dann vereinigt er sich mit einem Zweig des N. medianus und der so gebildete Doppelnerv tritt in den gemeinsamen Teil des M. palm. long. hinein.

Auch Cunningham (nach Mac Corning (28) 1888, S. 131) hat bei Cuscus diesen Muskel aus drei Bäuchen bestehend gefunden.

M. flexor carpi ulnaris ist ein starker Muskel, der am Ursprung mit dem M. palm. long. und dem M. flex. dig. long. zusammenhängt. Er entspringt vom Epic. med. hum., vom Olecranon und Corpus ulnae, längs deren Volarfläche sich sein Ursprung bis über die Mitte des Unterarms hinzieht. Seine Endsehne, die allmählich auf der Volarfläche des Muskels entsteht befestigt sich am Os pisif.

Der Muskel wird von mehreren Zweigen des N. ulnaris innerviert. Der erste innervierende Zweig des genannten Nerven entspringt schon hinter dem Epic. med. hum. von dem Hauptstamm, aber von dessen Konvexität, wogegen der Zweig der den M. palm. long. innerviert, sich von der Konkavität des Hauptstammes abzweigt.

M. flexor digitorum longus sublimis ist ein schwacher Muskelbauch, der sich als volarste Schicht des M. flex. dig. long. erst im distalen Drittel des Unterarms abspaltet. Er teilt sich in zwei Muskelbäuche, die je zwei Endsehnen entwickeln. Die so entstandenen vier Sehnen treten als perforierte Sehnen zur Basis der 2. Phalange der vier ulnaren Finger.

Innervation: N. medianus.

M. flexor digitorum longus profundus. Der sehr kräftige M. flex. dig. long. besteht aus einem ulnaren und einem radialen Ursprungskopf. Diese beiden Köpfe, von denen der letztgenannte viel schwächer ist, entspringen sowohl vom Epic.

med. hum. als von der Volarfläche der Unterarmknochen, wobei die verschiedenen Fasern untrennbar zusammenhängen. Erst im distalen Drittel des Unterarms teilt sich der gemeinsame Ursprungsteil der langen Flexoren, der *M. flex. dig. long.* in zwei Schichten, eine oberflächliche, *M. flex. dig. long. subl.* und eine tiefere, *M. flex. dig. long. prof.*, welcher letztgenannte kurz darauf ganz sehnig wird. Die zunächst einheitliche Sehne des *M. flex. dig. long. prof.* teilt sich in der Vola in fünf Endsehnen, welche zu den Nagelphalangen der fünf Finger ziehen.

Der *N. medianus* und der *N. ulnaris* innervieren gemeinsam den Muskel, doch so dass der erstere viel mehr Zweige zu ihm sendet, als der letztere.

Mm. lumbricales. Von den vier Lumbricalen entspringt der erste mit zwei kleinen Sehnen, die sich oberhalb des Carpalkanals von der Volarfläche der Sehne des *M. flex. dig. long. prof.* abzweigen und dann längs der gemeinsamen Sehne dieses Muskels in einer Furche, die die Grenze zwischen dem 1. und 2. Endzipfel der genannten Sehne markiert, verlaufen. In der Nähe der Teilungsstelle der Flexorsehne entwickeln sie den in Frage stehenden Muskel. — Die folgenden drei Lumbricales entspringen zwischen den einzelnen Flexorsehnen und von der Volarfläche der gemeinsamen Sehne, längs der sie eine Strecke proximalwärts verfolgbar sind. Sie inserieren an der Radialseite der vier ulnaren Finger, wo sie in der Höhe der Grundphalange zur Dorsalaponeurose übergreifen.

Die drei radialen Lumbricales werden vom *N. medianus* innerviert, die Innervation des ulnaren habe ich nicht ermittelt.

M. abductor pollicis (Fig. 17) hängt mit dem oberflächlichen Daumenbeuger etwas zusammen, auf dessen radialer und volarer Seite er liegt. Er entspringt vom *Lig. carp. transv.* und von der Knorpelplatte (*Praepollex*, *Bardleben*), die sich über den Thenarballen biegt. Vermittelst dieser Platte hängen seine Fasern auch mit der radialen Sehne des *M. palm. long.* zusammen.

Distalwärts befestigt er sich sehnig an der Dorsalaponeurose des Daumens, nachdem er das Metacarpophalangealgelenk passiert hat.

Innervation: N. medianus.

M. flexor pollicis brevis sublimis (Fig. 17) entspringt ebenso vom Lig. carp. transv. distalwärts von dem vorigen, an dem er sich jedoch sehr nahe anlegt, verläuft dann schräg radial- und distalwärts über das 1. Metacarpale hinweg und befestigt sich halbsehnig an der radialen Volarfläche der Basis der 1. Grundphalange.

Innervation: N. medianus.

M. flexor pollicis brevis profundus (Fig. 17). Der tiefe Daumenbeuger ist nur durch den ulnaren Kopf (Caput ulnare) vertreten. Dieser ist ein kleiner Muskel, der mit dem ersten *M. ext. brev.* zusammenhängend von der Basis des 1. Metacarpalknochens und von dem nächstliegenden Teil des Carpus entspringt. Er verläuft längs dem erwähnten Metacarpalknochen distalwärts und befestigt sich an der ulnaren Volarseite der Basis der 1. Grundphalange.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

M. abductor digiti V. (Fig. 17) entspringt hauptsächlich vom Os pisif. und von sehnigen Zügen, die sich von der Sehne des *M. flex. carp. uln.* her auf die Volarseite dieses Knochens erstrecken. Ausserdem gibt es hier aber noch einen sehr deutlichen Zusammenhang zwischen diesem Muskel und der Sehne des ulnaren Carpalflexors. Man sieht nämlich einen ziemlich starken Muskelzipfel direkt vom radialen Rande der Sehne des *M. flex. carp. uln.* oberhalb des Os pisif. entspringen und sich längs der radialen Seitenfläche des Os pisif. distalwärts erstrecken. Diese so gebildeten etwas voneinander getrennten zwei Ursprungsköpfe des Muskels verschmelzen miteinander unter Bildung eines Muskelbauches der längs dem ulnaren Rande der Hand verläuft und an der ulnaren Seitenfläche der Basis der Grundphalange und hauptsächlich an der Dorsalaponeurose inseriert.

— Bei *Phascolarctos* ist der Ursprung des *M. abd. dig. V.* der Hauptsache nach dem oben beschriebenen gleich.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

M. flexor digiti V. brevis (Fig. 17), der nur wie ein Kopf des vorigen aussieht, ist von diesem am Ursprung durch den *Ramus volaris profundus n. ulnaris* getrennt. Er entspringt von dem ulnaren Teil des *Lig. carp. transv.*, läuft distal- und ulnarwärts und vereinigt sich schon ungefähr an der Mitte des 5. Metacarpale mit dem *Abductor*.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

M. opponens digiti V. (Fig. 17). Ein kleiner Zweig des *Ramus volaris profundus n. ulnaris* trennt den letztbeschriebenen Muskel von dem radial- und dorsalwärts liegenden *Opponens*. Dieser entspringt unter Bedeckung des vorigen Muskels vom *Lig. carp. transv.* und vom *Hamulus oss. hamat.*, verläuft distal- und ulnarwärts auf der Volarseite des *Ramus volaris profundus n. ulnaris*, wobei er die Richtung der anderen Hypothenarmuskeln schräg kreuzt und befestigt sich an der ulnaren Volarfläche der Grundphalange und des distalen Endes des 5. Metacarpale.

Seiner Funktion nach ist dieser Muskel kein reiner *Opponens*, sondern wirkt wenigstens hauptsächlich wie der kurze Beuger, dem er sich wie eine radiale und dorsale Portion anschliesst. Vergleicht man aber die Verlaufsrichtung seiner Fasern und seine Lage, radialwärts von dem *M. flex. dig. V. brev.* und unterhalb desselben mit den an der entsprechenden Stelle befindlichen Muskeln bei anderen Säugern, so dürfte man wohl berechtigt sein diesem Muskel die Benennung *Opponens* zu geben.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

Cunningham (16) (1878. S. 441.) berichtet, dass dieser Muskel bei *Cuscus* mit dem ulnaren kurzen *Flexor* (= *M. flex. brev. prof.*?) des 5. Fingers verwachsen sei.

M. adductor pollicis (Fig. 17) ist ein einheitlicher Muskel, der von den radialen Carpalligamenten und -Knochen oberhalb der Basis des 2. Metacarpale sowie von dem proximalen Teil der gemeinsamen Adductorenraphe entspringt. Seine Muskelfasern verlaufen konvergierend nach der Basis des 1. Fingers zu, wobei sie die proximalen Enden der *M. flex. brev. prof.* des 2. und 3. Fingers bedecken. Der Muskel legt sich dem *M. flex. poll. brev. prof.* nahe an und inseriert an der ulnaren Seite der Dorsalaponeurose des Daumens in der Höhe der 1. Phalange.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

M. adductor digiti II. (Fig. 17) hat zwei Köpfe, von denen der proximale kräftiger ist und von der gemeinsamen Raphe distalwärts von den Ursprungsfasern des *M. add. poll.* entspringt. Der distale ist schwächer als der proximale und hängt mit einem ähnlichen Kopf des Adductors des 5. Fingers mittelst einer sehr schmalen Raphe, die wie eine Inskription in dem Muskelbauch aussieht, zusammen. Hier besteht also die Raphe aus zwei getrennten Strecken, der proximalen, längeren, von welcher alle drei Adductoren entspringen und welche hier die gemeinsame Raphe genannt wird, und der distalen, kürzeren, welche zwischen den distalen Köpfen der Adductoren des 2. und 5. Fingers sich befindet. An der rechten Hand ist diese letztgenannte Raphe nahezu völlig verschwunden so dass die beiden Muskeln fast ineinander übergehen. Es sieht also hier aus als komme dieser Kopf des *M. add. dig. II.* von der Insertionsstelle des *M. add. dig. V.* oder umgekehrt. — Die so entstandenen zwei Köpfe des fraglichen Muskels fließen zusammen unter Bildung des *M. add. dig. II.*, der an der ulnaren Seitenfläche der 2. Grundphalange und an der Dorsalaponeurose inseriert.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

M. adductor digiti V. (Fig. 17), welcher der kräftigste Adductor ist, besteht ebenfalls aus zwei Ursprungsköpfen. Der

eine entspringt vom ulnaren Teil des Carpus und von der oben erwähnten gemeinsamen Raphe, wo er mit den beiden radialen Adductoren zusammenhängt; der andere Kopf entspringt von dem kleinen distalen Abschnitte der Raphe, der unter dem M. add. dig. II. beschrieben ist. Diese Köpfe vereinigen sich und inserieren bald darauf an der radialen Seite der Grundphalange sowie an der Dorsalaponeurose.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

Mm. flexores breves profundi (Mm. interossei volares). Von diesen Muskeln findet man je zwei für die drei mittleren Finger. Der Daumen besitzt nur den schon im Zusammenhang mit dem M. flex. poll. brev. beschriebenen tiefen ulnaren Muskel, den man zu dieser Kategorie rechnen darf, und für den 5. Finger habe ich auch nur einen, den radialen M. flex. brev. prof. gefunden. — Der radiale kurze, tiefe Beuger des 2. Fingers ist besonders kräftig entwickelt und an seinem Ursprung merkbar ulnarwärts gerückt. Er entspringt von dem mittleren Teil des Carpus, läuft erst radial- und dann um das 2. Metacarpophalangealgelenk herum, distaldorsalwärts und befestigt sich gemeinsam mit dem 1. M. ext. brev. man. an der radialen Seitenfläche der Grundphalange, von wo er sehnige Fortsetzungen zur Dorsalaponeurose sendet. — Nach seiner Lage und auffallenden Grösse zu urteilen muss die ungewöhnliche Anordnung der Finger hier auf diesen Muskel eingewirkt haben, und es liegt nahe zu vermuten, dass dieser M. flex. brev. prof. als Opponens des 2. Fingers dient. — Der ulnare M. flex. brev. prof. desselben Fingers entspringt mit dem vorigen zusammen und befestigt sich an der ulnaren Seitenfläche der Grundphalange. Die kurzen tiefen Beuger des 3. und 4. Fingers entspringen paarweise zusammenhängend vom Carpus und von den Basen der Metacarpalknochen und inserieren an den beiderseitigen Seitenflächen der betreffenden Grundphalangen. Der radiale des 5. Fingers schliesslich entspringt vom Hamulus

oss. hamat. und von den naheliegenden Ligamenten und befestigt sich auf ähnliche Weise wie die vorigen an der radialen Seitenfläche der Grundphalange.

Alle Mm. flex. brev. prof. werden von Ästen des Ramus volaris profundus n. ulnaris versorgt.

Mm. extensores breves manus (Mm. interossei dorsales) sind vier an der Zahl. Der erste entspringt von der Basis des 1. Metacarpale, läuft nach der Basis des 2. Fingers zu, so dass er auch auf der Volarseite sichtbar wird, und befestigt sich, zusammen mit dem entsprechenden M. flex. brev. prof. an der Radialseite der Grundphalange des 2. Fingers wo er zur Dorsalaponeurose übergreift. Der zweite ist zweiköpfig und entspringt so, dass der radiale kräftigere Kopf seinen Ursprung von der Basis des 2. Metacarpalknochens und von den benachbarten dorsalen Carpalligamenten, der kleinere, ulnare Kopf, den seinen vom 3. Metacarpale nimmt. Der von diesen Köpfen gebildete gemeinsame Muskelbauch sendet seine Endsehne zur Dorsalaponeurose auf der ulnaren Seite des 2. Fingers. — Der dritte ist auch zweiköpfig, entspringt vom 3. und 4. Metacarpale und befestigt sich an einem Sehnenbogen, der zwischen dem 3. und 4. Metacarpophalangealgelenk ausspannt und dessen Fasern zum Teil bis zu den Basen der betreffenden Grundphalangen verfolgbar sind. Dabei befestigt sich der Muskel jedoch näher dem 4. Finger. — Der vierte entspringt ebenso zweiköpfig von dem 4. und 5. Metacarpale und befestigt sich an der Radialseite der Dorsalaponeurose des 5. Fingers.

Auch diese Muskeln werden von Zweigen des Ramus volaris profundus n. ulnaris innerviert.

Von der soeben beschriebenen Anordnung weit abweichende dorsale Interossei (Mm. ext. brev. man.) hat Cunningham (16) (1878. S. 440.) bei *Cuscus* gesehen. Er spricht von drei verschiedenen Muskeln, wovon er den ersten „adductor of the

index“ nennt, der zweite soll den Mittelfinger nach der Ulnar-seite der Hand abduzieren, während der dritte den Ringfinger abduziert. Die Insertion derselben an den betreffenden Fingern soll nach ihm auf ähnliche Weise wie bei *Thylacinus* stattfinden.

Macropus robustus Macropus affinis agilis.

Die Hand. Die ganze Volarfläche der verkümmerten Hand ist von einem stark hervorgewölbten Trittkissen ausgefüllt, so dass der mittlere Teil der Palmarfläche der Hand weiter volarwärts hervorragt. Diese sind alle gut entwickelt und tragen kräftige, etwas abgeplattete krumme Krallen. Der 1. und der 5. Finger sind kleiner als die drei mittleren und entspringen etwas höher als diese.

Die reduzierten vorderen Extremitäten werden sehr wenig im Dienst der Lokomotion benutzt; meistens finden sie ihre Anwendung als eine Art Greiforgan, auch soll das Tier mit ihrer Hilfe graben können.

Muskelbefunde.

M. pronator teres hängt anfangs nur wenig mit dem *M. flex. carp. rad.* zusammen, mit dem er von dem radialen Teil des medialen Epicondylus und von dem distalen Teil des Humerus entspringt. Die muskulösen Ursprungsfasern verlaufen etwas voneinander divergierend quer radial- und distalwärts über den *N. medianus* hinweg und bilden so einen nach der Insertion zu sich ausbreitenden Muskelbauch. Die proximalsten Fasern inserieren vermittelt einer Sehnenplatte, die distalsten laufen muskulös bis zur Insertion hinab. Diese erstreckt sich längs der radialen Volarfläche des Radius, ungefähr das mittlere Drittel des Unterarms umfassend.

Der *N. medianus* gibt diesem Muskel einen Ast, der ausser ihm noch den *M. flex. carp. rad.* versorgt.

M. flexor carpi radialis liegt zwischen dem *M. flex. dig. long.* und dem *M. pron. ter.*, wobei er von dem ersten vollständig isoliert ist, mit dem zweiten aber am Ursprung zusammenhängt. Er entspringt vom *Epic. med. hum.*, verläuft erst eine kürzere Strecke muskulös, geht aber schon im oberen Teil des Unterarms in seine Endsehne über, welche sich bis zur *Vola manus* erstreckt. Ein starker Zweig der Sehne befestigt sich an der radialen Carpaleminenz (*Tuberc. oss. navic.*), die weitere Fortsetzung hängt mit dem *Lig. carp. transv.* zusammen und kann bis zur Basis des 2. Metacarpale, wo die Insertion stattfindet, verfolgt werden.

Ein mit dem vorigen Muskel gemeinsamer Zweig des *N. medianus* innerviert den *M. flex. carp. rad.*

M. palmaris longus. Dieser bildet weiter oben einen gemeinsamen Muskelbauch mit dem *M. flex. carp. uln.*, welche beiden so nahe miteinander zusammenhängen, dass es nicht möglich ist, sie voneinander zu isolieren. Der besagte Muskel steht ausserdem in einem nahen Zusammenhang mit dem *M. flex. dig. prof.* sowie mit dem *M. flex. carp. rad.*, ist aber zum grössten Teil von diesen isolierbar. Er entspringt vom *Epic. med. hum.* und entwickelt schon im Unterarm eine lange Sehne, die sich in der Höhe des Carpalkanals ausbreitet und mit den beiden Carpaleminenzen sowie mit der radialen Knorpelplatte (*Praepollex*, *Bardeleben*) und den oberflächlichen Muskelfasern des Daumenballens zusammenhängt. Die weitere Fortsetzung der Sehne dehnt sich in der Volarfläche der Hand aus, wo ihre kräftigsten Fasern zur Basis des mittleren Fingers auslaufen und sich hier an der Sehnenscheide befestigen.

Wie bei den anderen Marsupialiern entsendet der *N. ulnaris* auch hier hinter dem *Epic. med. hum.* einen Zweig, der erst durch die ulnaren Fasern des *M. flex. dig. long.*, denen er einige Äste abgibt, hindurchdringt und dann in der Masse des *M. palm. long.* verschwindet.

M. flexor carpi ulnaris entspringt vom Corpus und Olecranon ulnae, von einem Sehnenbogen, der sich zwischen Olecranon und Epic. med. hum. ausspannt, und endlich von der letztgenannten Stelle des Humerus. Er bildet einen breiten, nicht besonders kräftigen Muskelbauch, der die ulnaren Fasern des *M. flex. dig. long.* unter sich verbirgt. Radialwärts neben ihm liegt der letztbeschriebene Muskel, mit dem er in sehr innigem Zusammenhang steht. Seine Sehne, die allmählich auf der Volarfläche des Muskels entsteht, befestigt sich am Os pisif.

Innervation: N. ulnaris.

M. flexor digitorum longus sublimis lässt sich schon ungefähr in der Mitte des Unterarms von den Fasern des *M. flex. dig. long. prof.* unterscheiden, obwohl er noch weiter distalwärts mit deren Oberfläche verwachsen ist. Nachdem der Muskel selbständig geworden ist, erstreckt er sich muskulös distalwärts längs der sehnigen Oberfläche des tiefen Beugers. Bei *Macr. robustus* spaltet er sich schon vorher in drei Portionen, die erst etwas bevor sie die Endséhnen entwickeln, von der Unterlage frei werden. Diese Portionen, von denen die radiale die schwächste ist, senden je eine Sehne zu den drei mittleren Fingern. Die Sehne des 2. Fingers ist fadendünn, läuft aber trotzdem, wie die anderen, in eine perforierte Sehnenplatte aus, welche sich an der Basis der 2. Phalange befestigt. — Bei *Macr. aff. agil.* bestand der oberflächliche Flexor nur aus zwei kleinen Muskelbäuchen, deren Sehnen zu dem 3. und 4. Finger traten.

Die Innervation des *M. flex. dig. long. subl.* ist nicht wahrgenommen worden.

Windle und Parsons (45) (1898 S. 126) haben bei einem *Macr. rufus* an beiden Händen eine Sehne vom *M. flex. dig. long. subl.* auch zum 5. Finger gefunden, bei einem anderen Exemplar fand sich diese Sehne nur in der einen Hand vor.

M. flexor digitorum longus profundus. Der gemeinsame Ursprungsteil der langen Flexoren entspringt unter-

halb der anderen Muskeln des Unterarms vom *Epic. med. hum.*, dem Radius und der Ulna. Sein Muskelbauch lässt sich nicht in verschiedene Köpfe zerlegen, obwohl man in der Muskelmasse zwei oberflächliche Sehnenzüge, einen ulnaren und einen radialen, verlaufen sieht. Doch sind die epikondylären Fasern, wenigstens auf der radialen Seite, von den tieferen etwas getrennt. Schon verhältnismässig hoch spaltet sich der Muskel in einen *M. flex. dig. long. subl.* und *M. flex. dig. long. prof.* Der letztgenannte Muskel entwickelt eine gemeinsame Endsehne, die bei *Macr. robustus* im Carpalkanal eine eigentümliche halbknorpelige Verdickung hat. Diese verdickte Sehne ist so geformt, dass sie auf ihrer Volarseite eine Rinne bildet, worin die Sehne des *M. flex. dig. subl.*, der *N. medianus* und einige Blutgefässe eingebettet sind. In der Vola teilt sie sich in fünf Sehnen, die je zu den Endphalangen der Finger verlaufen.

Der *N. medianus* und in geringem Grade auch der *N. ulnaris* innervieren den Muskel.

Im Zusammenhang mit den langen Flexoren habe ich noch eine zu dem 5. Finger gehörende Sehne zu erwähnen, die bei *Macr. robustus* angetroffen wurde. Diese entspringt von keinem Muskelbauch, sondern direkt sehnig von Bindegewebszügen oberhalb des 5. Metacarpophalangealgelenkes. Distalwärts verhält sie sich ganz wie die perforierten Sehnen es gewöhnlich tun: sie inseriert zweizipfelig an der Basis der 2. Phalange. Ob diese Sehne als ein Rest des früheren *M. flex. brev. man. dig. V.* oder als ein Teil des *M. flex. dig. long. subl.* anzusehen ist, lässt sich nicht mit voller Sicherheit entscheiden. Es sind aber Anzeichen vorhanden, die dafür sprechen, dass wir hier einen distalen Rest des *M. flex. dig. long. subl.* des 5. Fingers vor uns haben. Erstens habe ich bei einigen anderen Tieren (so z. B. bei Orang und Schimpanse, bei denen die 1. Sehne des *M. flex. dig. long. prof.* nur in der Hand vorkommt) ein ähnliches Verschwinden der proximalen Teile der langen Flexoren

unter Zurückbleiben der distalen Enden derselben beobachtet. Ferner hat man bei einigen Macropodidae wirklich auch für den 5. Finger einen *M. flex. dig. long. subl.* beschrieben (siehe unter *M. flex. dig. long. subl.*!). Für die andere Annahme spricht dagegen nur die Tatsache, dass bei den Marsupialiern der 5. Finger im allgemeinen nicht mit einem *M. flex. dig. long. subl.*, sehr häufig aber mit einem *M. flex. brev. man. dig. V.* versehen ist.

Mm. lumbricales (Fig. 18). Diese Muskeln zeigen nicht nur bei den beiden untersuchten Tieren, sondern auch an den Händen ein und desselben Tieres gewisse Verschiedenheiten, die dahin deuten, dass diese Muskeln bei den Macropodidae sehr variierend vorkommen. — Bei *Macr. robustus* befindet sich zwischen den fünf Sehnen des *M. flex. dig. long. prof.* je ein Muskelbauch, also im ganzen vier, von denen die äussersten viel schwächer sind als die zwei mittleren. Sie entspringen alle von der Volarfläche der gemeinsamen Sehne des tiefen Flexors, wobei sich die äusseren etwas höher proximalwärts als die mittleren erstrecken. Jeder von diesen Bäuchen spaltet sich distalwärts in zwei Endzipfel, so dass man hier eigentlich von acht Lumbricales sprechen kann. Diese Muskeln inserieren an den Seitenflächen der Grundphalangen der benachbarten Finger, so dass der Daumen einen ulnaren, der 5. Finger einen radialen und alle die anderen Finger je einen radialen und ulnaren Lumbricalis besitzen. — Während sich die Lumbricales an der linken Hand so verhalten, teilen sich an der rechten nur der 2. und 3. Muskelbauch je in zwei Lumbricales, deren es hier somit nur sechs gibt. Hier hat also der 1. und 2. Finger je einen ulnaren, der 4. und 5. je einen radialen, und nur der 3. Finger zwei Lumbricales. — Bei *Macr. affinis agilis* sind an der rechten Hand ebenfalls vier Muskelbäuche zwischen den Sehnen des *M. flex. dig. long. prof.* vorhanden, sie bilden aber nur je einen *M. lumbricalis*. Diese entspringen von der Volarfläche der ge-

meinsamen Flexorsehne und laufen, die zwei radialen zu der ulnaren Seite des 1. und 2. Fingers, die zwei ulnaren zu der radialen Seite des 4. und 5. Fingers. Hier hat also der 3. Finger keinen, die anderen je einen *Lumbricalis*. — An der linken Hand desselben Tieres waren die betreffenden Muskeln auf ähnliche Weise geordnet wie die des *Macr. robustus* an der rechten Hand, also ein ulnarer für den 1. und 2., ein radialer für den 4. und 5. sowie ein radialer und ein ulnarer für den 3. Finger. Bei *Macr. affinis agilis* inserieren die *Lumbricales* an der Basis der Grundphalangen, so dass sie sowohl mit den *Vag. tend.* als mit der betreffenden Seitenfläche der Phalange zusammenhängen, wobei einige von ihnen noch zur Dorsalaponeurose ihre Fasern hinübersenden.

Zu den *Lumbricales*, die zwischen den vier radialen Sehnen des *M. flex. dig. long. prof.* liegen, sendet der *N. medianus* seine Zweige; der *Ramus volaris profundus n. ulnaris* dagegen versorgt die sich zwischen den drei ulnaren Sehnen befindenden, wobei also die *Lumbricales* zwischen der 3. und 4. Flexorsehne eine Doppelinnervation erhalten.

Young (48) (1879—80 S. 156) beschreibt bei *Petrogale xanthopus* vier *Lumbricales*, die an der Ulnarseite des 1. und 2. und an der Radialseite des 4. und 5. Fingers inserieren. — Bei *Macr. rufus* haben Windle und Parsons (45) (1898, S. 126) in einem Falle drei, in einem anderen nur zwei zwischen den Sehnen des 2. und 3. sowie 3. und 4. Fingers befindliche *Lumbricales* gefunden. Eine nähere Beschreibung dieser Muskeln geben die genannten Verfasser nicht.

Die oberflächlichen Muskeln des Daumenballens stellen alle einen gemeinsamen Muskelbauch dar, welcher bei *Macr. affinis agilis* eine undeutliche Trennung in zwei nebeneinander liegende Portionen zeigt. Dieser Muskel entspricht hauptsächlich dem *M. abductor pollicis brevis*, dürfte aber auch die Fasern des *M. flexor pollicis brevis subli-*

mis sowie bei *Macr. affinis agilis* die des *M. opponens pollicis* enthalten. Er entspringt vom Lig. carp. transv. und von einem radialen, dicken Knorpel (*Praepollex*, *Bardeleben*), der mit der Sehnenausbreitung des *M. palm. long.* und des *M. abd. poll. long.* in Zusammenhang steht und sich oberflächlich am proximalen Teil der Volarfläche des Daumenballens befindet. Die Fasern dieses Muskelbauches inserieren in zwei zusammenhängenden Schichten, einer oberflächlichen an der radialen Volar- und Seitenfläche der Grundphalange und an der Dorsalaponeurose des 1. Fingers, und einer schwächeren, dorsalen an dem distalen radialen Seitenrande des 1. Metacarpale. Die letztgenannten Fasern, die nur bei *Macr. affinis agilis* angetroffen worden sind, müssen wohl als Fasern des *M. oppon. poll.* angesehen werden.

Der *N. medianus* sendet dem gemeinsamen Muskelbauch seine Äste zu.

Bei *Halmaturus nolobatus* hat Young (49) (1879—80 S. 154) auf ähnliche Weise die dorsalen Fasern des Abductors sich am Ende des 1. Metacarpale befestigen sehen, welche Fasern er als Repräsentanten des *M. oppon. poll.* beschreibt.

M. flexor pollicis brevis profundus (*Caput ulnare*). Diesen Muskel habe ich an allen Händen der untersuchten Känguruhs sehr verkümmert angetroffen. Der halbsehnige Muskel entspringt bei *Macr. robustus* von den radialen Carpal-ligamenten oberhalb der radialen Ursprungsfasern des *M. add. poll.*, welche er kreuzt, zieht dann längs dem 1. Metacarpale distalwärts und inseriert an der ulnaren Volarfläche der Grundphalange. — Bei *Macr. affinis agilis* entspringt er von der Volar-seite der Basis des 1. Metacarpale und verhält sich im übrigen wie bei *Macr. robustus*.

Die Innervation dieses Muskels ist nicht gefunden worden.

Young (46) (1879—80 S. 155) beschreibt bei *Halmaturus nolobatus* keinen selbständigen ulnaren Bauch des tiefen Daumen-

beugers, sondern nimmt an, dass dieser Muskel mit den tiefen Fasern des *M. abd. poll.* verwachsen sei; dagegen bildet nach ihm der radiale Kopf des genannten Flexors einen isolierten Muskelbauch.

M. palmaris brevis. Diesen Muskel habe ich bei *Macr. affinis agilis* nicht, wohl aber bei *Macr. robustus* angetroffen. Bei dem letztgenannten ist er sogar gut entwickelt, entspringt von dem ulnaren Rande der Palmaraponeurose oder von den direkten Ausbreitungen der Sehne des *M. palm. long.* Den Übergang der einzelnen Sehnenzüge des letztgenannten Muskels in die Muskelfasern des *M. palm. brev.* kann man hier sehr deutlich verfolgen. Der so gebildete Muskel verläuft volar- und etwas ulnarwärts und inseriert an der Haut der ulnaren Seite des Hypothenars.

Der *N. ulnaris* sendet, ehe er sich in den *Ramus volaris superficialis* und *profundus* teilt, dem *M. palm. brev.* einen Zweig zu.

M. abductor digiti V. Auf der Ulnarseite der Handwurzel liegt, volarwärts vom *Os pisif.*, eine Knorpelplatte, die mit der Sehne des *M. flex. carp. uln.* und derjenigen des *M. palm. long.* zusammenhängt. Von dieser Knorpelplatte sowie vom *Os pisif.* entspringt der *M. abd. dig. V.* Sein länglicher dreieckiger Muskelbauch verläuft längs dem ulnaren Seitenrande der Hand und befestigt sich sehnig an der ulnaren Seitenfläche der Basis der 5. Grundphalange sowie an der Dorsalaponeurose

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

M. flexor digiti V. brevis ist ein kräftiger Muskel, der vom *Lig. carp. transv.* entspringt. Dabei verläuft er erst muskulös längs dem distalen Rande desselben und bildet so einen muskulösen Teil des genannten Carpalligaments. In der Nähe des *Os pisif.* biegen sich seine Fasern etwas distal- und ulnarwärts, vereinigen sich mit denen des vorigen Muskels und inserieren mit diesem wie oben beschrieben.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris.*

M. opponens digiti V. Unter dem letztgenannten Muskel, zwischen diesem und dem *Ramus volaris profundus n. ulnaris* liegt der vom *Lig. carp. transv.* und vom *Os hamatum* entspringende *M. oppon. dig. V.* Seine Fasern, die ungefähr in der Richtung des *M. flex. dig. V. brev.* verlaufen, inserieren teils mit diesem und dem *M. abd. dig. V.* zusammen an der Basis der 5. Grundphalange, teils selbständig an der ulnaren Seitenfläche des 5. Metacarpale. — Bei *Macr. affinis agilis* habe ich ausserdem einige Fasern dieses Muskels unter Bedeckung des *Abductors* vom *Os pisif.* entspringen sehen. Diese Fasern, obwohl sie auch näher mit dem *Opponens* zusammenhängen, dürfen wohl doch als Abspaltung des genannten *Abductors* betrachtet werden.

Bei demselben Tiere findet man einen ulnaren *M. flex. brev. prof.* des 5. Fingers, welcher von dem oben beschriebenen *Opponens* ganz getrennt ist und auf der ulnaren Volarfläche der Basis der Grundphalange inseriert. Wie die anderen *M. flex. brev. prof.*, liegt auch dieser Muskel unter dem *Ramus volaris profundus n. ulnaris*. Bei *Macr. robustus* habe ich den genannten tiefen Beuger nicht getroffen. Statt dessen gibt es aber hier eine sehnige Platte, die wohl als ein Rest des entsprechenden Muskels aufzufassen ist. Sie entspringt unter dem *Ramus volaris profundus n. ulnaris* vom *Hamulus oss. hamat.* und läuft distalwärts ganz wie der oben beschriebene *Opponens*, mit welchem sie sich vereinigt, wonach sie am Ende des 5. Metacarpale inseriert.

Innervation: *Ramus volaris profundus n. ulnaris*.

M. adductor pollicis ist ein einheitlicher Muskel, der sowohl von einem querlaufenden tiefen *Carpalligament* oberhalb der Basen des 2. und 3. Metacarpalknochens als auch von einer breiten *Raphe* entspringt. Diese *Raphe*, die in der Richtung des 3. Metacarpale verläuft, verschmälert sich distalwärts und endet frei nicht weit von dem 3. Metacarpophalangealgelenke.

Von dem genannten Ursprung laufen die Fasern des betreffenden Muskels konvergierend nach der Basis des 1. Fingers und befestigen sich an der ulnaren Volar- und Seitenfläche der Basis der Grundphalange. Der Muskel wirkt also auch flektierend auf die erste Phalange. Dieses Verhalten ist sehr deutlich bei *Macr. robustus* zu sehen.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

M. adductor digiti II. entspringt unterhalb des vorigen von dem dicht radialwärts von der Mittellinie der Hand liegenden Teil des Carpus und von der gemeinsamen Raphe. Er läuft nach der Basis der 2. Grundphalange zu, wo seine Fasern an der ulnaren Volar- und Seitenfläche inserieren. — Bei *Macr. robustus* ist dieser Adductor der kräftigste, bei *Macr. affinis agilis* sind die Adductoren der Randfignr kräftiger entwickelt als die des 2. und 4. Fingers.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

M. adductor digiti IV. Dieser Muskel liegt in demselben Plan wie der vorige, entspringt also tiefer als der *M. add. dig. V.*, von einem kleinen Teil des Carpus, dicht ulnarwärts von der Basis des 3. Metacarpalknochens und von der Raphe. Er verläuft in der Rinne zwischen den *Mm. flex. brev. prof.* des 3. und 4. Fingers nach der Basis des letztgenannten Fingers zu und inseriert an der radialen Volar- und Seitenfläche der entsprechenden Grundphalange.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

Diesen Muskel haben Windle und Parsons (45) (1898 S. 126) bei *Macr. rufus* nicht beobachtet.

M. adductor digiti V. entspringt dem *M. add. poll.* gegenüber von der ulnaren Seite der Raphe sowie von den ulnaren Carpalligamenten und erstreckt sich zu der Basis des 5. Fingers. Seine Fasern befestigen sich an der radialen Seitenfläche der betreffenden Grundphalange, wobei er auch schwächere Fortsetzungen zur Volarfläche derselben sendet.

Innervation: Ramus volaris profundus n. ulnaris.

Besonders deutlich treten die volaren Insertionen der Adductoren am 1. und 5. Finger bei *Macr. affinis agilis* hervor, wo sich die Fasern dieser Muskeln längs einer Linie ansetzen, die sich von der Volarfläche spiralförmig distal- und dorsalwärts zur Seitenfläche derselben Phalange windet; aber auch die Adductoren des 2. und 4. Fingers zeigen dasselbe Verhältnis. — Bei *Macr. robustus* sind die volaren Insertionsfasern, wenn überhaupt vorhanden, äusserst schwach.

Mm. flexores breves profundi (*Mm. interossei volares*). Diese Muskeln sind bei den zwei untersuchten Kängurus fast gänzlich verschwunden. Bei *Macr. robustus* ist eigentlich der sehr kümmerlich entwickelte ulnare Kopf des tiefen Daumenbeugers, welcher schon beschrieben wurde, als einziger selbständiger muskulöser Repräsentant dieser Muskelgruppe anzusehen. Ausserdem befindet sich hier noch ein Rest der tiefen Beugemuskulatur der Hand, der schon unter dem *M. oppon. dig. V.* beschriebene sehnige ulnare *M. flex. brev. prof.* des 5. Fingers. — Bei *Macr. affinis agilis* existieren ausser dem ulnaren Kopfe des tiefen Daumenflexors noch zwei muskulöse *M. flex. brev. prof.* des 5. Fingers, welche vom Hamulus oss. hamat. entspringen und sich an beiden Seiten der Volarfläche der Basis der 5. Grundphalange befestigen. Jedenfalls sind auch hier diese kurzen tiefen Beuger sehr schwach.

Der *Ramus volaris profundus n. ulnaris* innerviert die zwei beschriebenen Muskeln des 5. Fingers.

Wie das gänzliche Fehlen dieser Muskeln an den drei mittleren Fingern zu verstehen ist, habe ich nicht ergründen können. Es sieht freilich bei *Macr. robustus* so aus, als wären die betreffenden Muskeln wenigstens der vier ulnaren Finger einer Degeneration anheimgefallen, nach der noch Sehnenfasern des ulnaren *M. flex. brev. prof.* des 5. Fingers vorhanden sind. — Young (46) (1879—80 S. 155) nimmt an, dass diese Muskeln in den tieferen Fasern der Adductoren wiederzufinden wären,

welche Zusammenschmelzung zwischen den Adductoren und *Mm. flex. brev. prof.* er am Daumen (*M. flex. poll. brev. prof.* [Cap. uln.] + *M. add. poll.*) und am 5. Finger (*M. flex. brev. prof.*, auf der radialen Seite des 5. Fingers + *M. add. dig. V.*) gesehen hat. Auch zieht er die Möglichkeit, dass die volaren Fasern der dorsalen Interossei (*Mm. ext. brev. man.*) Elemente der volaren enthalten könnten, in Betracht. Meines Erachtens kann die zuerst angeführte Deutung, besonders was die vier ulnaren Finger betrifft, kaum begründet sein, denn der *Ramus volaris profundus n. ulnaris* verläuft hier auf der Dorsalfläche der Adductoren zwischen diesen und den *Mm. ext. brev. man.*, so dass die Fasern der *Mm. flex. brev. prof.* laut der allgemeingültigen Regel erst auf der Dorsalseite dieses Nerven zu finden sein müssten, und hier also entweder mit den Fasern der genannten Extensoren zusammenhängen oder ganz verschwunden sind. Es sei noch in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, dass die *Mm. ext. brev. man.* (*Mm. inteross. dors.* der Autoren) der Marsupialier, wie später auseinandergesetzt wird (s. S. 177—179), höchstwahrscheinlich Abspaltungsprodukte der *Mm. flex. brev. prof.* und nicht, wie die dorsalen Interossei bei den meisten anderen Tieren dislozierte solche darstellen.

Mm. extensores breves manus (*Mm. interossei dorsales*) sitzen von der Volarfläche her gesehen sehr tief zwischen den einzelnen Metacarpalien, wogegen die dicken Adductoren den ganzen Zwischenraum zwischen den genannten Knochen und den Flexorsehnen ausfüllen. — Zwischen dem 1. und 2. Metacarpale befindet sich ein Muskelbauch, der von den beiden genannten Knochen und von einem kleinen Teil des Carpus entspringt. Er teilt sich bei *Macr. robustus* in zwei Köpfe, die an den einander zugekehrten Seitenflächen der Basen der 1. und 2. Grundphalange inserieren. Bei *Macr. affinis agilis* hat dieser Muskel nur den ulnaren Kopf und inseriert also an der Radialseite der Basis der 2. Grundphalange. — Ein ähn-

licher Muskelbauch befindet sich auch zwischen dem 2. und 3. Metacarpalknochen, von welchen beiden er entspringt. Hier inseriert er aber ohne sich zu teilen an einem Sehnenbogen, der sich zwischen den Basen der entsprechenden Grundphalangen ausspannt. — Zwischen dem 3. und 4. sowie zwischen dem 4. und 5. Metacarpale gibt es gleichfalls je einen Muskelbauch, dessen Ursprung und Insertion ganz mit denen des vorigen übereinstimmt.

Die letzt beschriebenen Muskelbäuche erhalten ihre Nerven von den Ästen des Ramus volaris profundus n. ulnaris.

B. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse für die Marsupialier.

Vergleicht man nun die hier in Betracht kommenden Muskeln der Marsupialier mit denen der Monotremen, so bemerkt man bei den erstgenannten eine weitgehende Differenzierung derselben, welche die betreffenden Tiere in dieser Hinsicht mehr den höheren Säugern als den Monotremen nähert. So ist z. B. überall bei den Marsupialiern die volarste Faserschicht der Unterarmmuskeln als *M. palm. long.* erkennbar; die langen Fingerbeuger sind ebenso allgemein, obwohl nur im distalen Teil des Unterarms in zwei Schichten, den *M. flex. dig. long. subl.* und *M. flex. dig. long. prof.* getrennt. Der erstgenannte ist freilich noch sehr schwach entwickelt und hängt in gewissen Fällen sowohl proximal- als auch distalwärts mit dem *M. flex. dig. long. prof.* zusammen. Ebenso sind hier die beiden Randfinger mit einer verwickelten Muskulatur versehen, und in der tieferen Vola trifft man ausser den *Mm. flex. brev. prof.*, denen sich die *Mm. ext. brev. man.* als gut getrennte Muskelbäuche anschliessen, noch die oft sehr hoch entwickelten Adductoren.

Fassen wir erst die Verhältnisse im Unterarm näher ins Auge, so finden wir hier statt der drei, unvollständig abgetrennten

Muskelportionen (M. flex. carp. rad., M. flex. dig. long. und M. flex. carp. uln.) der Monotremen, denen sich noch der M. pron. ter. als besonderer Endzipfel anschliesst, meistens vier selbständige Muskeln, von denen der M. flex. dig. long. mehr oder weniger deutlich in verschiedene Ursprungsköpfe zerfällt und distalwärts einen oberflächlichen und einen tiefen Fingerbeuger bildet.

Der M. pronator teres ist bei einigen der untersuchten Arten von den anderen Unterarmmuskeln fast vollständig getrennt und wird dann meist von einem selbständigen Zweig des N. medianus innerviert. Bei anderen ist er wieder mit dem M. flex. carp. rad. mehr oder weniger weit distalwärts verwachsen, wobei er mit diesem einen gemeinsamen Ursprungsbauch bildet und von ein und demselben Nervenzweig des N. medianus innerviert wird. Ein eigentümliches Verhalten zeigt dieser Muskel bei *Dasyurus*, wo er von seinem schon vollständig abgetrennten Muskelbauch dem M. flex. carp. rad. ein Muskelbündel zusendet, sowie auch bei *Myrmecobius*, wo von der entsprechenden Stelle des Pronators ein ebensolches sehniges, viel schwächeres Bündel zum M. flex. carp. rad. abgeht. — Die Spalte, die die Fasern der beiden Muskeln voneinander trennt, ist also bei den Marsupialiern im allgemeinen höher nach oben gerückt worden als bei den Monotremen besonders bei *Echidna* und erstreckt sich bei einigen Repräsentanten der untersuchten Spezies (*Didelphys*, *Dasyurus*) sogar fast bis zum *Epic. med. hum.* hinauf. Ausserdem ist die Lücke zwischen den beiden Muskeln dadurch noch erweitert worden, dass sich die distalen Fasern des Pronators nicht so weit distalwärts erstrecken wie bei den Monotremen und dass die Insertion der Sehne des M. flex. carp. rad. mehr oder weniger vollständig von den radialen Carpalknochen zu den Basen der Metacarpalien verlagert worden ist. Was speziell die Insertion des M. pron. ter. anbelangt, so ist zu bemerken, dass sie gewisse Schwankungen

darbietet, da sie bei einigen Formen bis zur oberen Grenze des unteren Drittels des Unterarms reicht (Phalanger und Perameles) während sich bei anderen wieder die distalen Fasern des Muskels kaum über die Mitte des Unterarms hinaus erstrecken (Dasyurus). Bei den meisten hier beschriebenen Tieren breitet sich die Insertion über das mittlere Drittel des Unterarms aus.

Der *M. flexor carpi radialis*, welcher sich ohne Zweifel genetisch dem letztgenannten Muskel näher anschliesst, hängt, wie schon gesagt, mehr oder weniger mit ihm zusammen. Ausserdem steht er im allgemeinen auch in einem sehr nahen Zusammenhang mit dem radialen epikondylären Kopfe des *M. flex. dig. long.*, von dem er nur selten (*Macropus*) ganz getrennt ist. Der letztgenannte Zusammenhang ist besonders merkbar bei *Didelphys*, wo der betreffende Muskel wie ein Teil des *M. flex. dig. long.* aussieht. Die Insertion der oft sehr langen Endsehne des radialen Carpalflexors bietet ein besonderes Interesse dar, da wir hier bei den verschiedenen Vertretern der Marsupialier äusserst wechselnde Anordnungen finden, welche uns die allmähliche Distalwärtswanderung der Insertion des genannten Muskels veranschaulichen. Man findet hier nämlich alle denkbaren Übergangsformen zwischen einer derartigen Insertion, wie wir sie bei den Monotremen antreffen und einer Insertion an den Basen der Metacarpalknochen, wie sie gewöhnlich bei den höheren Säugern vorkommt. So endigt diese Sehne bei *Thylacinus* am *Os navic.* und sendet nur schwächere Ausstrahlungen zum *Lig. carp. transv.*, bei *Macropus* findet ebenso die Hauptinsertion am *Os navic.* statt, die Sehne setzt sich aber hier doch bis zum 2. Metacarpale fort und sendet auch Fasern zum *Lig. carp. transv.*; bei *Dasyurus* inseriert die Sehne mit gleich starken Zipfeln am *Os mult. maj.* und an der Basis des 2. Metacarpale; bei *Didelphys* geht die Hauptsehne zum 2. Metacarpale und nur eine kleinere Abzweigung heftet sich am *Os mult. maj.* sowie auch an der Basis des 1.

und 3. Metacarpale an; bei *Myrmecobius* und *Phascolaretos* (juv.) findet die Hauptinsertion an den Basen des 2. und 3. Metacarpale statt und ausserdem geht eine kleinere Abspaltung der

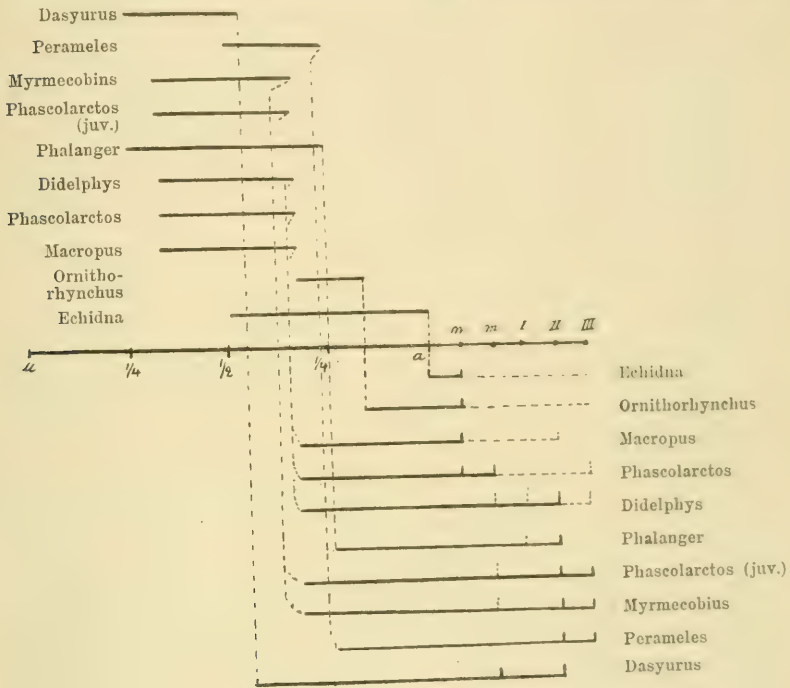


Fig. 19.

Schematische Darstellung des gegenseitigen Verhältnisses der Mm. pronator teres und flexor carpi radialis bei den Monotremen und Marsupialiern.

Die kräftigere mittlere Linie (u. a.) bezeichnet den Unterarm, die darauf nach rechts folgende Fortsetzung derselben den Carpus und die Basen der radialen Metacarpalknochen, so dass der Punkt n. das Os naviculare, m. das Os multangulum majus, I, II. und III. die Basen der drei radialsten Metacarpalknochen bedeuten. Die oberhalb dieser Linie befindlichen parallel verlaufenden kürzeren Linien veranschaulichen die Insertionsstellen des M. pron. ter. bei den angegebenen Tieren im Vergleich zu der Länge des Unterarms (u. a.); die gleichen unterhalb derselben befindlichen Linien zeigen die Entfernung der distalen Insertionsfasern des Pronators von der Insertion des radialen Carpal-flexors. Die Hauptinsertionen des letzteren sind mit kontinuierlichen, die Nebeninsertionen mit punktierten Querlinien bezeichnet.

Sehne zum Os mult. maj.; bei *Phalanger* inseriert die Sehne an der Basis des 2. Metacarpale, wobei ein Seitenzweig derselben zu dem 1. Metacarpale abgegeben wird; bei *Perameles* verläuft die Sehne direkt bis zu den Basen des 2. und 3. Metacarpale. — Man findet also unter den erwähnten Tieren Formen, wo sich die Sehne des *M. flex. carp. rad.*, etwa wie bei den *Monotremen*, zu den radialen Carpalknochen erstreckt, andere, und das scheint die allgemeinste Anordnung zu sein, wo sich der Muskel sowohl an den Carpalknochen als an den Basen der Metacarpalien, und noch andere, wo er sich nur an den letztgenannten Knochen befestigt. — Eine Übersicht über die Insertionsverhältnisse der beiden letztbeschriebenen Muskeln, sowie über die nähere oder weitere Entfernung ihrer Insertionen bei den *Monotremen* und *Marsupialiern* gibt uns das beigelegte Schema (Fig. 19).

Die hier zwischen den beiden letztgenannten Muskeln angetroffenen gegenseitigen Verhältnisse, welche man noch mit denen bei den *Monotremen* gefundenen ergänzen kann, lässt uns den Gang der Differenzierung dieser Muskeln leicht verfolgen. Dabei finden wir also erst einen mit zwei Endzipfeln inserierenden Muskelbauch. Aus diesen Endzipfeln entstehen sodann durch Tieferwerden der dieselben voneinander trennenden Zwischenspalte sowie durch weiteres Auseinanderrücken ihrer Insertion, die beiden Muskeln *M. pron. ter.* und *M. flex. carp. rad.* Dabei ändert auch der *M. pron. ter.* seine ursprüngliche Funktion und nimmt anstatt der flektierenden eine pronierende Wirkung an.

Auch der *M. palmaris longus* zeigt bei den *Marsupialiern* äusserst bemerkenswerte Verhältnisse. Seine Lage und Form bieten kein grösseres Interesse dar, wenn der Muskel ungeteilt vorkommt (*Macropus*, *Phascolarctos*); oft teilt er sich aber in zwei Endsehnen (*Didelphys*, *Dasyurus*, *Myrmecobius*) oder in muskulösen Endzipfel (*Thylacinus*, *Myrmecobius*)

(rechte Hand), *Perameles*), die je eine Sehne absenden. (Bei *Phalanger* kommen sogar drei verschiedene Muskelbäuche vor.) Die Sehnen, von denen die eine volar, die andere mehr dorsal liegt, breiten sich in der *Palmaraponeurose* aus und verlaufen so, dass das *Lig. carp. transv.* zwischen den beiden liegt, wobei die tiefere Sehne entweder ganz unterhalb desselben verläuft oder durch ein sehr dorsal gelegenes Fach in dem betreffenden Ligament hindurchtritt. Die volare Sehne hängt mit den Ursprungsfasern der oberflächlichen *Thenar-* und mit einigen *Hypothenarmuskeln* und durch deren Vermittlung mit dem *Lig. carp. transv.* zusammen und sendet auch einigen anderen kurzen Muskeln der Hand (*M. flex. brev. man. dig. V* und *M. palm. brev.*) ihre Fasern zu. In den radialen Ausbreitungen der Sehne befindet sich eine knorpelige Verdickung (von *Bardleben Praepollex* genannt¹⁾. Die ulnaren Fasern der Endsehne inserieren oft sehr deutlich am *Os pisif.* (*Didelphys*, *Dasyurus*, *Myrmecobius*).

Viel wichtiger als das oben Angeführte ist aber der muskulöse Zusammenhang des *M. palm. long.* mit den nebenliegenden Muskeln, vor allem aber seine Insertion. Er hängt nämlich sowohl mit dem *M. flex. carp. rad.* und den epikondylären Fasern des *M. flex. dig. long.*, also mit Muskeln, welche in der Regel vom *N. medianus* innerviert werden, — als auch mit dem *M. flex. carp. uln.*, der vom *N. ulnaris* versorgt wird, zusammen. Und in der Tat wird der betreffende Muskel oft, wenn nicht immer,

¹⁾ Was die Natur dieses Knorpelstückes betrifft, das nach *Bardleben*, *Baur*, *Wiedersheim* u. a. als Rudiment eines Fingers (*Praepollex*) anzusehen wäre, so muss ich auf Grund meiner bei der Präparation gemachten Beobachtungen mich an *Carlsson* (13) (1891) anschliessen, der die fraglichen Knorpel- bzw. Knochenstücke der Säugetierhand, als *Sesamknochen*, das heisst als Ossifikationsprodukte in einem Ligamente oder in einer Sehne betrachtet. Nach dieser Auffassung handelt es sich also bei den Säugetieren, wie *Carlsson* sich ausdrückt, in diesem Punkte nicht um eine regressive, sondern um eine progressive Entwicklung.

von diesen beiden Nerven innerviert. Dabei ist der Zweig des N. medianus, der nur bei *Dasyurus*, *Phascolarctos* und *Phalanger* nachgewiesen worden ist, viel schwächer als der Zweig des N. ulnaris. Der letztgenannte Nervenzweig hat eine sehr charakteristische und leicht erkennbare Lage; er wird nämlich vom N. ulnaris in der Stelle abgegeben, wo dieser sich eben um die Rückfläche des medialen Epicondylus herumbiegt und konstant von der Konkavität des Bogens.

Es dürfte aus diesen Befunden hervorgehen, dass der in Frage stehende Muskel hier oft von zwei genetisch ungleichwertigen Komponenten zusammengesetzt wird, von welchen jeder seine Innervation erhält, und von denen hier immer der vom N. ulnaris innervierte Teil vorkommt. Bei den meisten anderen Tieren ist nur der eine von diesen, entweder, und zwar in der Regel, der vom N. medianus oder seltener der vom N. ulnaris innervierte Teil, erhalten. (Bei verschiedenen Tieren z. B. bei manchen Nagern kommen jedoch beide Teile vor.) Auch bei Tieren, welche nur den vom N. medianus innervierten Teil des M. palm. long. als selbständigen Muskel aufweisen, kann man oft auf Grund des oben beschriebenen charakteristischen Zweiges des N. ulnaris im radialen Randteile des M. flex. carp. uln. auch den ulnaren Teil des M. palm. long. erkennen. Schon bei den Marsupialiern trifft man Übergangsformen zu einer derartigen Anordnung. Man denke nur an den M. palm. long. bei *Myrmecobius*, wo die ulnare Endsehne des genannten Muskels sich mit der Sehne des M. flex. carp. uln. etwas oberhalb des Os pisif. vereinigt, um mit dieser an dem besagten Knochen zu inserieren.

Von den distalen Ausbreitungen der Sehne des M. palm. long. entspringen, wie früher beschrieben, die oberflächlichen Muskeln der beiden Randfinger, gewissermassen als direkte Fortsetzungen der Fasern der genannten Sehne. Diese Muskeln werden auf ähnliche Weise, wie der M. palm. long. bei den oben angeführten Marsupialiern von zwei Nerven, die radialen

vom *N. medianus*, die ulnaren vom *N. ulnaris* innerviert, ein Verhältnis, das erst dann begreiflich wird, wenn die doppelte Natur des besagten Muskels und die ursprünglichen Beziehungen zwischen ihm und den in Rede stehenden Handmuskeln bekannt sind. Denn auch in den Fällen, wo der eine oder andere Teil des *M. palm. long.* im Antibrachium nicht vorhanden ist, spiegeln seine palmaren Fasern die ursprüngliche Doppelnatur des genannten Muskels ab.

Wie gesagt liegt das *Ligamentum carpi transversum* zwischen den beiden Endsehnen des *M. palm. long.*, mit denen er oft mehr oder weniger zusammenhängt. Dieses Ligament ist bei den Marsupialiern meist, besonders am distalen Rande vorwiegend fleischig, wobei dieser von Fasern der Daumen- und Kleinfingermuskeln gebildet wird, deren Ursprünge quer über dem Carpalkanal einander entgegengerückt sind. Ausser dem muskulösen Teil des genannten Ligamentes ist nur und auch das nicht immer dessen Mitte wo die Ursprungsfasern der beiderseitigen kurzen Muskeln einander durchkreuzen sowie einige oberflächliche Ausbreitungen der Palmarissehne und Fortsetzungen der Antibrachialfascie (welche letztgenannten das oberflächliche Blatt des queren Carpalligamentes bilden und endlich die tiefsten Fasern seiner beiden Enden, mit denen es sich an den Carpalknochen befestigt, sehnig.

Eine genauere Analyse der hier vorliegenden Verhältnisse ergibt, dass das erwähnte Querligament der Handwurzel zum Teil eine Ausbreitung der Sehne des *M. palm. long.* mit Zumischung von distalen Fasern der *Fascia antibrachii* darstellt, welche letztgenannten jedoch, besonders in gewissen Fällen nur zum geringen Teil zur Bildung desselben beitragen. Zu dieser Ausbreitung gesellen sich aber starke Fasern der Thenar- und Hypothenarmuskeln, die den grössten Teil des Ligaments bilden. Dabei wird der ulnare Teil der Volarfläche des genannten Ligaments näher an seinem freien distalen Rande von den Fasern

des *M. flex. brev. man. dig. V.*, wo dieser vorkommt, gebildet. Weiter proximal- und zugleich etwas dorsalwärts schliessen sich diesem Muskel die fleischigen Ursprungsfasern des *M. flex. dig. V. brev. an.* Die Ursprünge dieser beiden Muskeln lassen sich aber sehnig weiter radialwärts oft bis zu der radialen Carpal-eminenz verfolgen, wobei sie die Ursprungsfasern der Daumenmuskeln bedecken und die oberflächlichen Schichten des radialen Teils des besagten Ligaments bilden. Unter diesen trifft man weiter proximalwärts den Abductor des Daumens und etwas dorsal- und distalwärts von diesem, am freien Rande des Querligaments den oberflächlichen kurzen Daumenbeuger. Die Fortsetzungen der Ursprungsfasern dieser beiden Muskeln erstrecken sich sehnig unter Bedeckung der früher erwähnten Kleinfingermuskeln ulnarwärts und können in gewissen Fällen bis zur ulnaren Carpaleminenz verfolgt werden. In anderen Fällen verflechten sie sich aber mit dem Ursprunge des *M. flex. brev. man. dig. V.* und *M. flex. dig. V. brev.*, so dass eine weitere Verfolgung der einzelnen Komponenten nicht möglich ist.

Auf diese Weise besteht also das betreffende Ligament bei den Marsupialiern mehr als bei den meisten anderen Tieren aus muskulösen Fasern, und, wie oben gesagt, ist es oft verhältnismässig leicht, die verschiedenen Bestandteile desselben voneinander zu isolieren. Auch ergibt ein Vergleich bei den bisher beschriebenen, in der Klasse der Säugetiere tiefststehenden Tierordnungen, dass das erwähnte Querligament der Handwurzel, welches bei den Monotremen, wo auch die oberflächliche Randfinger-muskulatur keine nennenswerte Entwicklung errungen hat, nicht vorhanden ist, bei den Marsupialiern zuerst angetroffen wird.

Versucht man nun nach den Ursachen zu forschen, welche das Ligament hervorgerufen haben, so ist kaum zu verkennen, dass die verschiedenartige Anordnung der Randfinger und ihrer Muskulatur in dieser Hinsicht eine entscheidene Rolle spielt. —

Solange nämlich die Bewegungen der Finger (Flexion und Extension) in Ebenen ausgeführt werden, welche sich zu der Ebene, die längs der Mittellinie der Hand senkrecht zur Vola steht, annähernd parallel verhalten, haben die kurzen Muskeln der Hand ungefähr die Richtung der Mittellinie und entspringen von der Sehne des langen Beugers, wie es bei den Monotremen der Fall ist. Rücken aber die beiden Randfinger höher hinauf und nehmen sie dabei auch eine von der Richtungslinie der Hand stärker divergierende Stellung an, so ändern sich auch die Ziehungsmomente in der Handwurzel so, dass die kurzen Muskeln dieser zwei Finger ihren Zug nicht mehr in der Richtung der langen Flexoren, sondern quer über diese hinweg längs einer proximalwärts und nach der Mitte der Handwurzel gerichteten Linie ausüben. Auf diese Weise konvergieren die Richtungslinien der beiden äusseren Muskelgruppen proximalwärts gegeneinander. Infolge der Zugrichtung ordnen sich auch die Muskelbündel und deren Fortsetzungen, die sehnigen Fasern, so, dass sie in dieser Richtung laufen, und so werden also die Muskeln der beiderseitigen Randfinger einander in der Handwurzel überkreuzen, wobei sie sich bis zur jenseitigen Carpal eminenz erstrecken und dort an den Knochen inserieren können. Nun stützen die sich kreuzenden Fasern einander und verschmelzen in der Mittellinie der Handwurzel mehr oder weniger innig. — Gleichzeitig trennen sich allmählich die genannten Muskeln von den Fasern der langen Beuger, denn auch hier macht sich die Wirkung der ungleichen Zugrichtungen geltend. Das auf diese Weise entstandene Querligament gewinnt starke Anheftungen an den beiderseitigen Carpaleminenzen und bildet so das Lig. carp. transv. Seine physiologische Rolle, die Sehnen der darunterlaufenden langen Flexoren im Carpalkanal zu halten, beansprucht keine Muskeltätigkeit, infolgedessen das Ligament dann allmählich seine Muskelfasern verloren hat.

Die Differenzierung der langen Fingerbeuger in einem M.

flex. dig. long. subl. und M. flex. dig. long. prof., welche bei den Monotremen nicht zu konstatieren war, tritt hier schon als Regel auf, obwohl die beiden genannten Muskeln erst im distalen Teil des Unterarms voneinander isoliert sind. Man findet also noch bei den Marsupialiern in der proximalen Hälfte des Unterarms den gemeinsamen Ursprungsteil der beiden langen Flexoren, den M. flex. dig. long., der bei den höheren Säugern je weiter die Beweglichkeit der einzelnen Phalangen der Finger und gleichzeitig mit dieser die Differenzierung der beiden langen Flexoren fortschreitet, allmählich mehr oder weniger vollständig in diese aufgeht.

Das oberflächliche Spaltungsprodukt des M. flex. dig. long., der M. flex. dig. long. subl. ist bei allen von mir untersuchten Marsupialiern sehr schwach ausgebildet und sieht in gewissen Fällen aus wie etwas aufwärts gewanderte M. flex. brev. man. Er entsendet auch allgemein hier eine geringere Anzahl Endsehnen als z. B. beim Menschen. Meistens fehlt die Sehne des 5. Fingers, wo dann oft ein typischer M. flex. brev. man. anzutreffen ist. Ausserdem ist noch zu bemerken, dass überall, wo der M. flex. dig. long. subl. seine Endsehne zu irgend einem Finger sendet, der betreffende Finger keinen M. flex. brev. man. hat, so dass die Annahme sehr nahe liegen mag, dass diese beiden Muskeln miteinander identisch seien und dass der M. flex. dig. long. subl. nur von den längs der Sehnen des M. flex. dig. long. prof. proximalwärts gewanderten Mm. flex. brev. man. gebildet sei (so u. A. Young (47) [1882 S. 231] und Westling (43) [1890 S. 24]). Doch gibt es in anderen Gruppen der Säugetiere Fälle (z. B. Hyrax, einige Insektenfresser und Raubtiere), wo man an ein und demselben Finger sowohl den M. flex. dig. long. subl. als den M. flex. brev. man. antrifft, was wohl einigermaßen gegen die genannte Deutung spricht. Auch scheint die Lage und besonders die Innervation der erwähnten Muskeln einer derartigen Annahme zu widersprechen, da der oberfläch-

liche Flexor immer vom N. medianus innerviert wird, wogegen die ulnarsten Mm. flex. brev. man. ihre Nerven vom N. ulnaris erhalten. Dazu kommen noch die Resultate der embryologischen Untersuchungen von Gräfenberg (18) 1905 S. 107—115), nach welchem die erwähnten kurzen Beugemuskeln in der Hand des menschlichen Embryos mit den distalen Enden des M. flex. dig. long. subl. zusammenwachsen. Identifiziert man demgemäss diese Muskeln nicht, so trifft man also hier bei den Marsupialiern eine neue Bildung, den M. flex. dig. long. subl. an, der bei den Monotremen nicht vorhanden war und der wahrscheinlich als eine Abspaltung des gemeinsamen langen Fingerbeugers anzusehen ist. Dabei hängt er am nächsten mit dessen epikondylären Kopfe zusammen und wird immer von einem Zweig des N. medianus innerviert. Die Abgangsstelle dieses Nervenzweiges bietet dadurch auch ein gewisses Interesse dar, dass er wenigstens öfters erst verhältnismässig weit distalwärts, jedenfalls aber immer im Antibrachium vom Hauptstamm des Nerven abgegeben wird und erst volarwärts die distalen Fasern des radialen epikondylären Kopfes des M. flex. dig. long. überkreuzt, um nachher von der radialen Dorsalseite des Muskels her in ihn einzutreten. Die Abgangsstelle des genannten Zweiges weist darauf hin, dass der betreffende Muskel ein Abspaltungsprodukt des distalen Teiles des M. flex. dig. long. darstellt und dass die Differenzierung des langen Beugers in distalproximaler Richtung geschehen ist. Erst nach weiterer Entwicklung der Hand wird, wie schon angedeutet, da nunmehr die komplizierteren Bewegungen der einzelnen Finger grössere Anforderungen an die Muskulatur stellen, auch der oberflächliche Flexor stärker und spaltet sich vollständiger von dem tiefen ab. — Die gewöhnliche Zahl der Endsehnen des M. flex. dig. long. subl. ist bei den Marsupialiern drei, welche für die kräftigeren mittleren Finger bestimmt sind. Eine grössere Anzahl, vier, habe ich nur bei Phascolaretos und Phalanger gefunden; nach Macalister soll diese Anzahl

auch bei *Macropus rufus* vorkommen. In diesen Fällen besitzt auch der 5. Finger eine Sehne des erwähnten Muskels. Bei *Macropus affinis agilis* kommen nur zwei Sehnen, die des 3. und 4. Fingers, vor. — Die Sehnen des *M. flex. dig. long. subl.* inserieren wie gewöhnlich nach geschehener Perforation an der Basis der 2. Phalange, wobei sie oft mehr oder weniger innig mit den Bindegewebszügen, die in der Höhe des Metacarpophalangealgelenkes in der Sehnenscheide quer verlaufen, verschmelzen. Bei *Thylacinus* und *Dasyurus* sehen wir ein eigentümliches, vielleicht auch sehr primitives Verhältnis, indem sich nämlich die Sehnen des oberflächlichen langen Fingerbeugers in der Höhe des Metacarpophalangealgelenkes mit denen des *M. flex. dig. long. prof.* vereinigen, wobei sie auch mit der *Vag. tend.* zusammenhängen. — Die genannten Muskeln der *Didelphys* weichen von denen aller anderen mir bekannten Marsupialiern dadurch ab, dass sie noch in der *Vola* muskulöse Ursprungsfasern von der Sehne des tiefen Beugers erhalten. Diese Ursprungsfasern, die früher näher behandelt worden sind (siehe S. 57—60), sowie die eigentümliche Insertion der Sublimissehnen bei *Thylacinus* und *Dasyurus* dürften wohl die frühere Zusammengehörigkeit auch der distalen Teile der beiden langen Flexoren abspiegeln.

Die verschiedenen Ursprungsköpfe des *M. flex. dig. long.* treten hier meistens sehr deutlich hervor, sind aber auch bei einzelnen Formen (*Myrmecobius*, *Macropus*, *Peramales*) undeutlich. Nachdem sich der *M. flex. dig. long. subl.* abgetrennt hat, bildet der *M. flex. dig. long. prof.* immer eine einheitliche Endsehne, die ungeteilt durch den Carpalkanal verläuft. Infolgedessen kann man auch hier den einzelnen Köpfen in Bezug auf die Bewegung der einzelnen Finger keine grössere Bedeutung zuschreiben, da die gemeinsame Sehne jede Zuckung dieser Köpfe auf alle Endsehnen ungefähr gleich verteilt. Auch der erste Finger nimmt in dieser Hinsicht keine Sonderstellung

ein. — Die gemeinsame Sehne des erwähnten langen Beugers sendet ihre Endsehnen gewöhnlich zu den fünf Fingern; bei *Thylacinus* teilt sie sich in vier Endzipfel, die zu den vier ulnaren Fingern gehören und bei *Perameles*, wo ein oberflächlicher Beuger, wenigstens ein fleischiger solcher fehlt, nur in drei, welche zu den drei mittleren Fingern gehen.

Der genannte Muskel wird von den zwei Nerven der Beuge-seite des Unterarms, N. medianus und N. ulnaris, innerviert, doch so, dass jener einen grösseren radialen Teil des Muskels, dieser dagegen nur den ulnarsten Teil versorgt. Obwohl der genannte Muskel von zwei getrennten Nerven innerviert wird und also laut der allgemeinen gültigen Anschauung aus zwei genetisch ungleichwertigen Komponenten zusammengesetzt ist, so kann man doch keine Innervationsgrenze zwischen den beiden Teilen finden. Von den oben erwähnten Ursprungsköpfen des langen Fingerbeugers werden freilich einige nur vom N. medianus oder N. ulnaris innerviert, wogegen andere eine Doppelinnervation erhalten. Gräfenberg (18) (1905, S. 112) hat auch bei menschlichen Embryonen hier keine Innervationsgrenze gefunden, und nimmt infolgedessen an, dass die genannten Nerven nur Teilprodukte eines einzigen ventralen Nervenstammes darstellen.

Von den oberflächlichen kurzen Muskeln der Hand, den *Mm. flex. brev. man.*, welche bei *Ornithorhynchus* so zahlreich vorkommen, bieten die Marsupialier nur den zu dem 5. Finger gehörenden Muskel dar, und auch dieser ist nicht überall vorhanden. Ich habe ihn bei *Didelphys*, *Thylacinus* und *Dasyurus* fleischig gefunden; bei *Macropus robustus* und *Perameles* sind perforierte Sehnen zu finden, deren Natur mir nicht völlig klar ist, die sich aber doch dem *M. flex. dig. long. subl.* näher anschliessen dürften (dieses ist schon unter den betreffenden Muskeln erörtert, siehe S. 139—140 und 104—105). Bei den Monotremen, wo nur ein langer Beuger vorkommt, entspringen die betreffenden Muskeln direkt von dessen

Volarfläche; bei den Marsupialiern dagegen, wo schon eine Spaltung die Flexoren des Unterarms in verschiedene Muskeln trennt, entspringt der einzige *M. flex. brev. man.* immer von den volarsten Fasern der Flexormasse, also von denen des *M. palm. long.* In einigen Fällen (z. B. *Thylacinus*) ist ein direkter Zusammenhang zwischen diesen zwei Muskeln so offenbar, dass es aussieht, als wäre der *M. palm. long.* ein *Musculus biventer*, dessen proximaler Bauch den eigentlichen *M. palm. long.* darstellt, während der *M. flex. brev. man. dig. V.* gemeinsam mit einigen anderen Muskelfasern den distalen Bauch zusammensetzen. Bei anderen Formen dagegen ist der direkte Zusammenhang zwischen den genannten Muskeln dadurch etwas verwischt, dass der *M. flex. brev. man.* ausser von der Palmarissehne noch von den Fascien und Ligamenten der Handwurzel entspringt, sich dabei dem *Lig. carp. transv.* nahe anschliesst und vermittelt dessen bis zu der radialen Carpaleminenz erstreckt. (Vergleiche hier oben *Lig. carp. transv.* S. 155—157).

Die *Lumbricales* kommen hier ganz allgemein schon in derselben begrenzten Anzahl wie bei den meisten höheren Säugern vor, es sind ihr nämlich vier. Auch ihre Insertion an der radialen Seitenfläche der Basis der vier ulnaren Grundphalangen sowie ihr Übertritt zur Dorsalaponeurose scheint ziemlich konstant zu sein. Nur bei *Peramel es* und *Phascolarctos* habe ich eine verminderte Anzahl nämlich drei bzw. zwei gefunden. In beiden Fällen fehlte der des 5. Fingers, in dem letztgenannten auch der des 2. Nur die *Macropodidae* scheinen, was das Vorkommen der *Lumbricales* betrifft sehr variierende Verhältnisse darzubieten. Oben sind schon die verschiedenen Befunde näher erörtert; es sei hier nur an zwei Punkte erinnert. Hier, wie schon bei *Echidna*, findet man die eigentümlichen doppelten *Lumbricales*, Muskeln, die von einem gemeinsamen Ursprungsbauch zwei Entzipfel entwickeln und als zwei getrennte *Lumbricales* inserieren. Ausserdem findet man hier einen *Lumbricalis*, welcher, meines Wissens,

unter den Säugern nur bei den Känguruhs angetroffen wird, nämlich der ulnare des Daumens. — Diese beiden Verhältnisse deuten möglicherweise auf einen primitiven Zustand dieser Muskeln hin. Bei gewissen niederen Wirbeltieren so z. B. unter den Cheloniern sind angeblich sogar neun Lumbricales anzutreffen, welche sich an dem Daumen und allen anderen Fingern anheften (Rüdinger (38) 1868 S. 145).

Der Ursprung der erwähnten Muskeln liegt im allgemeinen auf der Volarfläche der noch einheitlichen Sehne des *M. flex. dig. prof.*, wobei auch von den einzelnen Endsehnen desselben Fasern bezogen werden. Bei *Didelphys* und *Phalanger* entspringen einige Lumbricales, ausserdem sehnig auf der Volarfläche dieser gemeinsamen Sehne des *M. flex. dig. long. prof.* im Unterarm. Ebenso steigen die betreffenden Muskeln bei *Thylacinus* längs der Oberfläche der genannten gemeinsamen Sehne eine kürzere Strecke sehnig empor. — Diese vom *Antibrachium* kommenden Ursprungsköpfe der Spulmuskeln zeigen uns, dass die Lumbricales nicht nur auf die Hand beschränkt sind, sondern dass sie ihre Fortsetzungen weiter hinauf bis zum *Antibrachium* erstrecken, obwohl diese meist mit der Sehne des *M. flex. dig. long. prof.* untrennbar verwachsen sind und nur in gewissen Fällen von ihr getrennt verlaufen. Besser gesondert als hier trifft man die *antibrachialen* Fasern der Lumbricalmuskeln z. B. bei *Hylobates* und anomalerweise beim Menschen (Kajava (21) 1908), wo einzelne dieser Muskeln sich je durch Vermittelung einer Zwischensehne in entsprechende kleine *antibrachiale* Muskelbäuche fortsetzen.

Obwohl die Randfinger der Marsupialier im allgemeinen, was ihre Muskulatur betrifft, eine viel höhere Entwicklung als die der Monotremen erreicht haben, so kommen hier doch gar nicht so selten Formen vor, wo die oberflächlichen Daumenmuskeln und, obwohl im geringeren Masse, die Muskeln des 5. Fingers eine einheitliche oder sehr wenig differenzierte Mus-

kelmasse bilden. So trifft man bei *Macropus* und *Myrmecobius*, sowie auch bei *Perameles*, wo offenbar eine Reduktion stattgefunden hat, nur einen oberflächlichen Daumenmuskel, welcher anscheinend die Elemente des *M. abd. poll. brev.* und des *M. flex. poll. brev. subl.* in sich birgt. Bei *Thylacinus* hängen die beiden Muskeln so zusammen, dass ihre Isolierung nicht immer möglich ist. Bei anderen, besonders bei den kletternden Formen wie *Didelphys*, *Phascolarctos* und *Phalanger* sowie auch bei *Dasyurus* sind die beiden Muskeln des Daumens voneinander getrennt und sogar gut entwickelt. — Bei genauerer Betrachtung der Daumenmuskeln bemerken wir, dass sie sich auch da, wo die Muskeln selbst nicht voneinander getrennt sind, dennoch in zwei zusammenhängende Schichten anordnen. Die oberflächlichen, radialen Fasern entspringen von den radialen Ausbreitungen der Sehne des *M. palm. long.*, von einer dort befindlichen, knorpeligen Verdickung (*Praepollex*, *Bardleben*), vom *Lig. carp. transv.* und gewöhnlich auch vom *Os navic.* Die tieferen ulnaren Fasern, welche die Elemente des *M. flex. poll. brev. subl.* repräsentieren, kommen dagegen vom *Lig. carp. transv.* und sehr wenig vom *Os mult. maj.* Es ist wichtig zu konstatieren, dass die Knochenurprünge dieser Muskeln gewöhnlich eine untergeordnete Rolle spielen im Vergleich zu den von den Sehnenausbreitungen des *M. palm. long.* und vom *Lig. carp. transv.* entspringenden Muskelportionen. — Die erwähnte Muskelmasse, welche ungeteilt bis zu ihrer Insertion verlaufen kann, teilt sich, wie oben angeführt ist, bei den kletternden Beuteltieren in zwei mehr oder weniger vollständig voneinander getrennte Muskeln. Ausser diesen kann man bei *Phascolarctos* noch eine unvollständige oberflächliche Portion des *M. abd. poll. brev.* erkennen, welche direkt von der unteren Fläche der Haut entspringt und sich distalwärts mit dem *Abductor* vereinigt. Diese Muskelportion, welche offenbar nur eine Abspaltung des *M. abd. poll. brev.* darstellt, dürfte wohl dem von *Lépine* (nach

Le Double (24) [1897 S. 159]) beim Menschen als „Thenar cutané“ beschriebenen Muskel entsprechen, der zum erstenmal hier auftritt, den man aber bei den Halbaffen und Affen hier und da wiederfindet. Noch ein anderes Verhältnis kommt hier vor, welches wie eine beginnende Weiterentwicklung der Thenarmuskeln aussieht. So sah ich bei *Didelphys marsupialis* tiefe Fasern des *M. flex. poll. brev. subl.*, welche am 1. Metacarpalknochen inserierten. Die entsprechenden Fasern beschreibt Coues (15) (1872 S. 121), bei *Didelphys virginiana* als einen besonderen Muskel, *M. opponens pollicis*. Ebenso kommt bei dem einen von mir untersuchten *Phascolarctos* eine vollere, deutlich getrennte Abspaltung des oberflächlichen Daumenbeugers vor, der quer unter dem *M. abd. poll. radialwärts* zieht und mit ihm verschmilzt. Auch bei diesem Tiere ist ein *M. oppon. poll.* beobachtet worden (Macalister (25) 1872 S. 131). Bei *Macropus* findet man ähnliche, sich am 1. Metacarpale ansetzende tiefe Fasern des obengenannten kurzen Daumenbeugers, wie bei *Didelphys*.

Überall werden diese Daumenmuskeln vom *N. medianus* innerviert, wobei in einigen Fällen auch die Innervation eine Verwandtschaft zwischen dem Abductor und dem oberflächlichen Flexor zeigt, indem nämlich dieselben Nervenzweige, die den einen der beiden Muskeln innervieren, durch ihn hindurch auch zu dem anderen gelangen, oder jedenfalls beide Muskeln Zweige eines gemeinsamen Medianusastes erhalten.

Ausser dem oberflächlichen Beuger des Daumens kommt hier ganz allgemein auch ein tiefer vor. Nur bei *Perameles*, wo der betreffende Finger reduziert ist, habe ich diesen Muskel nicht gefunden. Der *M. flex. poll. brev. prof.*, welcher gewöhnlich aus zwei nach dem Ursprung hin zusammenhängenden Muskelbäuchen besteht, dürfte dem bei den Monotremen beschriebenen tiefen Daumenbeuger entsprechen. Sie reihen sich sowohl ihrer Lage als auch der Innervation nach den *Mm. flex.*

brev. prof. (Mm. interossei volares) an. Bei den Beuteltieren kommen aber die beiden Muskelbäuche des tiefen Daumenbeugers nicht so deutlich isoliert vor als bei den Monotremen, sondern sind oft untrennbar mit den anderen Muskeln, besonders mit dem oberflächlichen kurzen Beuger des Daumens, verwachsen und werden oft nur mit Hilfe der Innervation erkennbar.¹⁾ In gewissen Fällen ist es überhaupt kaum möglich die beiden Köpfe des Muskels zu unterscheiden. Bei manchen Formen, besonders bei den kletternden, ist es jedoch leicht, die erwähnten Muskeln nachzuweisen. So findet man bei *Didelphys* den M. flex. poll. brev. prof. sowohl von dem oberflächlichen Daumenbeuger als von dem Adductor desselben Fingers, bei einigen Arten mehr (*Did. cancrivora*) bei anderen weniger deutlich (*Did. azarae* und *Did. marsupialis*) getrennt und aus zwei Muskelbäuchen bestehend. Ebenso getrennt von den naheliegenden Muskeln ist der tiefe Flexor bei *Phascolarctos*, wo die beiden Köpfe dieses Muskels weit distalwärts zusammenhängen und erst gegen die Insertion zu als Caput radiale und Caput ulnare auseinandergehen. Auch bei *Myrmecobius*, wo die oberflächlichen Daumenmuskeln undifferenziert vorkommen, kann man zwei Köpfe des tiefen Beugers erkennen, von denen jedoch nur der ulnare seinen Nerven vom N. ulnaris, der radiale dagegen den seinen vom N. medianus erhält. Bei vielen anderen Marsupialiern kommt der eine oder der andere

¹⁾ Auch die Innervation kann man nicht immer als ganz zuverlässig ansehen, da hier, ebenso wie ich bei einigen anderen Tieren und auch beim Menschen gefunden habe, die äussersten Endäste des N. medianus und des Ramus, volaris profundus n. ulnaris miteinander anastomosieren und infolgedessen eine Verwechslung der Innervation leicht zustande kommt. Ausserdem kann sich vielleicht hier anscheinend die alte Anordnung geltend machen, nach welcher auch die Muskeln der tieferen Vola teils vom N. medianus, teils vom N. ulnaris innerviert werden. Ähnliches habe ich ausser bei den Monotremen, auch unter anderen Säugern gefunden, z. B. bei einigen Nagern bei *Hyrax* usw. (Vergleiche auch die Untersuchungen von Brooks (10) (1885 bis 1886) und Cannieu und Gentes (12) (1900) über die Innervation der Daumenmuskeln!)

von den tiefen Köpfen als selbständiger Muskelbauch vor (*Dasyurus*, *Phalanger*, *Macropus*) oder sie hängen nachweisbar mit dem oberflächlichen Flexor oder mit dem Adductor zusammen (*Thylacinus*). Und schliesslich können die beiden Köpfe ganz verschwinden (*Perameles*).

Die Beuteltiere bieten also, was die betreffenden Portionen des *M. flex. poll. brev.* betrifft, sehr interessante Verhältnisse dar. Man sieht hier, wie sich die genannten Portionen von zwei ganz verschiedenen Elementen aufbauen, so dass der oberflächliche Muskelbauch, der *M. flex. poll. brev. subl.*, ein Derivat der oberflächlichen Fasern der Flexormasse (Ausstrahlung des *M. palm. long.*) darstellt, während dagegen die beiden Köpfe (*Caput radiale* und *Caput ulnare*) des *M. flex. poll. brev. prof.* von den *Mm. flex. brev. prof.* (*Interossei volares*) des ersten Fingers gebildet werden. Durch verschiedenartige Verschmelzung der genannten Köpfe miteinander oder mit den naheliegenden Muskeln, hauptsächlich mit dem Adductor und Abductor sowie eventuell durch Verschwinden irgend einer Portion sind die verschiedenen kurzen Daumenbeuger der Säugetiere und darunter auch der des Menschen entstanden.

Einen *M. palmaris brevis* habe ich nur einmal, und zwar bei einem *Macrobus robustus* gefunden, wo er kräftig entwickelt war und eine Fortsetzung der Fasern des *M. palm. long.* bildete. Sein direkter Zusammenhang mit der Sehne des *Palmaris* verknüpft ihn näher mit diesem oberflächlichen Teil der Beugemuskulatur des Unterarms und durch seine ulnare Innervation schliesst er sich natürlich näher dem vom *N. ulnaris* innervierten Teil des *M. palm. long. an.* Dieser ist der einzige Muskel, welcher auch bei den höheren Säugern noch der ursprünglichen Anordnung treu nur von der Sehnenausbreitung des *M. palm. long.* entspringt¹⁾ und der auch da, wo der anti-

1) Doch habe ich beim Menschen Fälle getroffen, wo der *M. palm. brev.* ganz von der Sehne des *M. palm. long.* getrennt war und vom *Lig. carp. transv.* entsprang.

brachiale Palmarisbauch nur von dem N. medianus innerviert ist, den von dem N. ulnaris innervierten Teil des betreffenden Muskels in der Vola repräsentiert.

In der Literatur findet man ausserdem Angaben, laut welcher Thylacinus (Cunningham) und Dasyurus (Mac Cornick) einen M. palm. brev. hätten. Diese Angaben beruhen aber offenbar auf einer falschen Auffassung des M. flex. brev. man. dig. V. Dagegen findet man eine Mitteilung von Leche (Broun. (8) S. 832) über einen M. palm. brev. bei Myrmecobius. Hier scheint der erwähnte Muskel nicht direkt mit dem M. palm. long., wohl aber mit der Palmaraponeurose zusammenzuhängen.

Unter den eigentlichen Muskeln des Kleinfingerballens findet sich überall ein gut entwickelter M. abductor digiti V., der entweder direkt vom Os pisif. und von den über die Volarseite dieses Knochens verlaufenden Fasern, welche zum Teil Fortsetzungen der Palmarissehne sein können, oder sowohl von diesen als der Sehne des M. flex. carp. uln. entspringt. Der letztgenannte Ursprung kann sogar einen getrennten Ursprungskopf bilden, der sich längs der ulnaren (*Didelphys cancrivora*) oder radialen Seite des Os pisif. (*Phalanger*, *Phascolarctos*) proximalwärts erstreckt. Distalwärts ist er gewöhnlich mehr oder weniger mit dem M. flex. dig. V. brev. verwachsen, so dass dieser Muskel oft nur wie ein Kopf des Abductors aussieht; ja es gibt Fälle (*Phalanger* und besonders *Perameles*), wo diese beiden Muskeln nur durch die verschiedene Ursprungsstelle sowie von durchtretenden Nerven einigermaßen voneinander getrennt sind. Auch findet man in bezug auf diese beiden Muskeln Übergangsformen zwischen einer Anordnung, wo dieselben wie ein einheitlicher Muskelbauch aussehen und einer anderen, wo sie fast gänzlich getrennt vorkommen, also Verhältnisse, die dahin deuten, dass die genannten Muskeln möglicherweise als Abkömmlinge eines einzigen Muskelbauches aufzufassen sind, welcher einen ulnaren Teil der oberflächlichen

Fasern der langen Flexoren (also des *M. flex. carp. uln.* und *M. palm. long.*) in der Vola darstellt. — Der Ursprung des *M. flex. dig. V. brev.* ist oft sehr oberflächlich und hat sich entweder vollständig (z. B. *Didelphys*, *Dasyurus*, *Phascolarctos*) oder wenigstens zum grössten Teil nur an der Ausbreitung der Sehne des *M. palm. long.* und am *Lig. carp. transv.* angeheftet oder er nimmt ausserdem Ursprungsfasern vom *Hamulus oss. hamat.* auf. Über seinen innigen Zusammenhang mit dem *M. abd. dig. V.* wurde schon oben gesprochen.

Ausser diesen zwei letztbeschriebenen Muskeln gehört noch zu den volaren Muskeln des 5. Fingers wenigstens teilweise ein dritter Muskel, der *M. oppon. dig. V.* Dieser Muskel, der beim Menschen vom *Ramus volaris profundus n. ulnaris* perforiert wird und also teils auf dessen volarer, teils auf der dorsalen Seite liegt, ist bei den Marsupialiern sehr eigentümlich gebildet und bietet uns mit seiner Einfachheit ein Schema dar, welches die Erklärung der Entstehung des vom *N. ulnaris* perforierten *M. opp. dig. V.* beim Menschen erleichtert. Erstens sehen wir, dass der genannte Muskel hier überall seiner Flexornatur treu geblieben ist, obwohl er ausser den flektierenden Fasern auch opponierende enthält. Man bemerkt also, wie die Insertion der Opponensfasern, die anfangs Teile des Flexors (entweder des *M. flex. dig. V. brev.* oder des ulnaren *M. flex. brev. prof.*) des 5. Fingers (siehe später!) sind, auf ganz entsprechende Weise wie die des *M. pron. ter.* allmählich proximalwärts hinaufwandert, wobei die Fasern einen immer schrägeren Verlauf annehmen. Die genannte Entwicklung ist jedoch bei den Marsupialiern im allgemeinen erst im Beginn, schreitet aber weiter in dem Masse als sich die opponierende Bewegung des betreffenden Fingers weiter entwickelt. — Ferner ist die Lage des *M. opp. dig. V.* bei den verschiedenen Beutlern von grösster Wichtigkeit. Wir sehen, dass er bei einigen Formen vollständig auf der Volarfläche des *Ramus volaris profundus*

n. ulnaris liegt und wie ein Spaltungsprodukt des M. flex. dig. V. brev. aussieht (*Phascolarctos*, *Phalanger*, *Macropus*), bei anderen wieder ganz unterhalb desselben verläuft und sowohl seiner Lage als seinem Ursprunge nach dem ulnaren M. flex. brev. prof. des 5. Fingers entspricht (*Thylacinus*). Schliesslich kommen Formen vor, wo der betreffende Muskel aus zwei Bäuchen besteht, welche jeder auf seiner Seite vom Ramus volaris profundus n. ulnaris liegen (*Didelphys*, *Dasyurus*).

Betrachten wir nun diese zwei Bäuche des in Frage stehenden Muskels genauer, so bemerken wir, dass sich der oberflächliche dem M. flex. dig. V. brev. näher anschliesst und eine Abspaltung desselben bildet, wogegen der tiefere der an seinem Ansatz aufwärts gewanderte ulnare M. flex. brev. prof. des 5. Fingers ist. Die beiden Bäuche haben ihren ursprünglichen Flexorcharakter bewahrt, indem sie an der Basis der Grundphalange inserieren, der oberflächliche noch mit der Endsehne des Abductors zusammenhängend, und senden nur, als Kennzeichen des beginnenden Opponens-Charakters, einen verhältnismässig kleinen Teil ihrer Fasern nach dem distalen Ende des 5. Metacarpalknochens. — Das entscheidende Innervationsverhältnis, welches bei *Didelphys* gefunden ist, bestätigt noch mehr die oben ausgesprochene Annahme von der genetischen Zusammengehörigkeit der beiden Bäuche mit den resp., oben erwähnten, benachbarten Muskeln. Der volare Bauch des Opponens wird nämlich von einem Zweig des Ramus volaris profundus n. ulnaris gemeinsam mit dem M. flex. dig. V. brev. versorgt, der tiefere von einem anderen Zweig desselben Nerven, welcher Zweig sowohl diesen als auch den radialen M. flex. brev. prof. des 5. Fingers innerviert. — Die genannten Bäuche bilden hier noch zwei fast vollständig getrennte Muskeln, welche nur am Ursprung und am Ansatz miteinander zusammenhängen und zwischen welchen der Ramus volaris profundus n. ulnaris verläuft. Lässt man aber das Verwachsen der genannten Bäuche

weiter gedeihen, bis sie schliesslich vollständig miteinander verschmelzen, so erhält man einen Opponens, wie man ihn beim Menschen trifft, wo der einheitliche Bauch des Muskels von dem letztgenannten Nerven perforiert wird. Ohne weitere Erklärungen ist es einleuchtend, dass die auf der Volarfläche des genannten Nerven liegenden Fasern des Opponens dem vom *M. flex. dig. V. brev.* hergeleiteten volaren Bauch, die unterhalb desselben verlaufenden dem ulnaren *M. flex. brev. prof.* des betreffenden Fingers entsprechen. Auch die Innervation gibt einer derartigen Deutung Stütze, denn ich habe die beiden oben beschriebenen Zweige des *Ramus volaris profundus n. ulnaris* auch beim Menschen, auf dieselbe Weise wie bei *Didelphys*, konstatieren können.

Aus dem oben Gesagten geht also hervor, dass die Muskeln des 5. Fingers sowie die des Daumens, wenn wir von den *Adductores* der genannten Finger absehen, zweifacher Herkunft sind: Die oberflächlichsten Muskel des 5. Fingers, der *Abductor*, der kurze *Flexor* und der volare Bauch des Opponens sind *Derivate* der gemeinsamen Flexormasse des Unterarms, doch so, dass der *Abductor* sich dem ulnaren *Carpalflexor*, die beiden anderen den langen Fingerbeugern, und zwar in erster Linie dem *Palmaris longus* näher anschliessen. Der tiefe Bauch des Opponens und der *M. interosseus volaris* des 5. Fingers (beim Menschen) dagegen sind *Abkömmlinge* der beiden *Mm. flex. brev. prof.* dieses Fingers.

Tiefer in der *Vola manus*, unterhalb der Sehne des langen Fingerbeugers sowie unterhalb der in derselben Schicht verlaufenden *Lumbricales* befinden sich die *Adductores*. Diese Muskeln, die von den tiefer liegenden *Mm. flex. brev. prof.* durch den *Ramus volaris profundus n. ulnaris* getrennt werden, liegen so auf deren Volarfläche, dass sie sich mehr oder weniger über ihnen ausbreiten. Unter den *Monotremen* kommt nur bei *Ornithorhynchus* und auch hier nicht immer ein *Adductor* vor,

der *M. add. dig. V.* Bei den Marsupialiern dagegen findet man die erwähnten Muskeln bei einzelnen Vertretern sehr hoch entwickelt, wobei es auch Arten gibt, deren Adductoren einfacher gebildet sind. Unter den von mir untersuchten Beutlern bietet *Myrmecobius* in dieser Hinsicht die einfachste Anordnung dar. Hier lässt sich nämlich nur der Adductor des 5. Fingers als mehr oder weniger selbständiger Muskel erkennen und auch dieses mit einer gewissen Schwierigkeit. Der *Ramus volaris profundus n. ulnaris* perforiert bei diesem Tiere die *Mm. flex. brev. prof.* und trennt von ihnen *volare* Fasern ab, welche nicht als gesonderte Muskeln erkennbar sind, sondern sich innig an die entsprechenden *Interossei* schliessen. Leche (Bronn (8) S. 829) hat bei einem *Myrmecobius* die erwähnten Muskeln auf einer etwas höheren Entwicklungsstufe gefunden. Er konnte nämlich den *M. add. dig. V.* als besonderen Muskel darstellen und es war ihm ausserdem möglich, durch verschiedene Faser-richtung die anderen Adductoren von den dorsalwärts gelegenen Muskeln (*Mm. flex. brev. prof.*) zu unterscheiden. Ob dieses bei *Myrmecobius* angetroffene Verhältnis einen ursprünglichen Zusammenhang dieser beiden Muskelgruppen untereinander andeutet oder als Resultat einer sekundären Verwachsung derselben anzusehen ist, lässt sich nicht auf Grund dieser einzigen Beobachtung unterscheiden. Bei keinem anderen Tiere habe ich nämlich etwas Entsprechendes gefunden.

Bei den anderen Marsupialiern findet man die Muskeln deutlich von den anderen getrennt und gewöhnlich vier an der Zahl, so dass die zwei ulnaren Finger je einen Adductor haben. Bei einigen Arten kommt doch eine geringere Anzahl vor; so trifft man bei *Phascolarctos* und *Phalanger* nur drei, die des 1., 2. und 5. Fingers. Bei dem erstgenannten habe ich jedoch an einem zweiten Exemplar auch den *M. add. dig. IV.* angetroffen. Bei *Perameles* kommen auch drei vollständig fleischige Adductoren vor, während der des reduzierten

5. Fingers zum grössten Teil nur aus Sehnenzügen, die jedoch einige Muskelfasern enthalten, besteht.

Wenn man die in Frage stehenden Muskeln bei den verschiedenen Arten der Beutler miteinander vergleicht, so bemerkt man, dass sie eine in hohem Grade wechselnde Form annehmen können. So entspringen sie bei *Perameles* jeder für sich von den distalen Carpalligamenten und laufen dann zwischen den entsprechenden *Mm. flex. brev. prof.*, doch in einer etwas mehr volaren Lage als diese nach den bestimmten Fingern zu. Bei *Dasyurus* sind die verschiedenen Muskeln ungefähr gleich stark, entspringen aber nicht auf ganz ähnliche Weise nebeneinander, sondern so, dass sich die der Randfinger etwas mehr der Mitte der Vola genähert haben und auf solche Art die Ursprungsfasern der zwei mittleren Adductoren teilweise bedecken. Dabei berühren ihre Fasern etwas einander, bilden aber keine Raphe zwischen sich. Die mittleren Adductoren nähern sich auch einander und bilden eine kurze Raphe, wobei sie sowohl von dieser als vom Carpus entspringen. — Bei anderen Formen übertreffen die Adductoren der Randfinger die anderen an Grösse und schicken ihre, der Mittellinie der Hand zugekehrten Fasern mehr und mehr über den Ursprung der mittleren Adductoren hinweg, bis sie die Raphe erreichen und sich mit dieser vereinigen (*Thylacinus*). — Bei einigen Arten breiten sich die Fasern der Adductoren des 1. und 5. Fingers längs der zwischen ihnen zur Ausbildung kommenden Raphe noch weiter distalwärts aus, so dass sie bei *Didelphys* z. B. bis zur Höhe des 3. Metacarpophalangealgelenkes reichen. Dabei werden die zwei mittleren Adductoren zum grössten Teil von den beiden Randfingeradductoren bedeckt, und die erwähnten Muskeln liegen in zwei Schichten. Die oberflächlichen sind kräftige, dreieckige Muskelplatten, die tieferen schwach und unbedeutend, besonders der des 4. Fingers, welcher bei *Phalanger* und wenigstens in gewissen Fällen bei *Phascolarctos* ganz fehlt. — Die Differenzierung

der vorgefundenen Adductoren ist bei Phalanger etwas weiter als bei den anderen Beutlern geschritten, da hier ein distales Bündel des M. add. dig. II. und ein ebensolches des M. add. dig. V. ganz von den anderen losgerückt sind und miteinander zusammenhängend einen Muskelbogen zwischen den Basen der genannten Finger bilden. — Der Adductor des Daumens spaltet sich bei Phascolaretos ebenso in zwei Ursprungsköpfe, welche weit von einander geschieden sind und wie zwei getrennte Muskeln aussehen.

Die verschieden weit gegangene Ausbreitung der Adductoren der Randfinger bei den verschiedenen Arten der Beuteltiere muss wohl ihre Erklärung durch die physiologische Funktion derselben erhalten. Die reine Flexion, welche vermutlich die ursprüngliche Wirkung der betreffenden Muskeln gewesen ist, kommt nur da vor, wo sich die Adductoren den Mm. flex. brev. prof. näher anschliessen (*Myrmecobius*), sowie auch da, wo ihre Ursprünge nebeneinander auf der Volarfläche des Carpus liegen (*Perameles*). In denjenigen Fällen aber, wo sich die adduzierende Wirkung derselben mehr geltend macht, verschiebt sich auch ihr Ursprung nach der Mitte der Vola und die Muskeln nehmen eine dreieckige Form an, indem die distalsten Fasern derselben sich distalwärts längs der Richtung des mittleren Metacarpalknochens ausbreiten und so, wie früher beschrieben, eine Zwischenraphe bilden. Dabei ändert sich die Verlaufsrichtung der Muskelfasern, so dass diese die Richtungslinie des entsprechenden Fingers mehr oder weniger kreuzen, und wir haben nun einen querverlaufenden Adductor. Ausserdem verschiebt sich auch die Insertion der erwähnten Muskeln allmählich von der volaren Fläche der Basis der Grundphalange nach der Seitenfläche und bis zu der Dorsalaponeurose hin. Diese Verschiebung wird durch die Insertion dieser Muskeln bei *Macropus* veranschaulicht, wo noch sowohl die volaren als die an der Seitenfläche inserierenden Fasern vorkommen. Sowohl

erstere als letztere Verschiebung sind Resultate der Funktionsveränderung der Muskeln, welche wieder von der Sonderstellung der Randfinger abhängt. Bei den meisten anderen Tieren findet man ebenfalls die entsprechenden Muskeln, aber wohl nirgends so gut entwickelte wie bei den Marsupialiern. Bei den Halbaffen und Affen kann man ihr weiteres Schicksal verfolgen. Bei diesen gewinnt der Adductor des 1. Fingers, welcher Finger eine ganz besondere Stellung zu den anderen Fingern einnimmt, allmählich eine grössere Mächtigkeit als die anderen Adductoren, die beim Menschen ganz verschwinden. Dabei muss der von der Adductorenraphe entspringende Teil des ersten Adductors sich eine neue Ursprungsstelle schaffen, und diese finden wir beim Menschen z. B.) längs dem 3. Metacarpalknochen.

Auf Grund meiner Untersuchungen vermag ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden, auf welche Weise die Adductoren eigentlich entstanden sind, ob etwa schon bei den Urformen Muskelfasern auf der Oberfläche der *Mm. flex. brev. prof.* vorhanden gewesen sind, die sich später zu Adductoren ausgebildet haben oder ob diese nur Abspaltungsprodukte von den genannten tiefen Flexoren, denen sie sich jedenfalls näher anschliessen, darstellen. Die letztere Deutung wäre am ehesten annehmbar, wird aber von dem eigentümlichen Verlauf des *Ram. vol. prof.* erschwert. Jedenfalls ist soviel sicher, dass auch diese Muskeln anfangs Flexoren sind und erst später, wie schon erklärt, eine adduzierende Wirkung gewinnen.

Gehen wir nun zu der tiefsten Muskulatur der Vola über, so treffen wir hier zuarst unter dem *Ramus volaris profundus n. ulnaris* Muskeln, die *Mm. flex. brev. prof.* (*Mm. interossei volares*), welche ungefähr die bei den Monotremen als Typus angeführte Anordnung aufweisen, nach welcher jedem der 5 Finger zwei paarweise zusammenhängende Muskelbäuche zukommen. Von diesem Grundtypus gibt es doch kleinere Abweichungen, und besonders die betreffenden tiefen Muskeln des

1. und der ulnare des 5. Fingers, welche schon früher unter dem Namen *M. flex. poll. brev. prof.* und *M. oppon. dig. V.* näher beschrieben worden sind, bieten manche Eigentümlichkeiten dar. Die *Mm. flex. brev. prof.* der drei mittleren Finger dagegen kommen im allgemeinen sehr regelmässig vor; bald stehen die einzelnen Bäuche derselben nur etwas mehr, bald weniger miteinander in Zusammenhang. Dabei können die einzelnen Paare auch schwächer oder kräftiger entwickelt sein, so dass sie bei einigen Formen miteinander zusammenhängend nicht weit von ihrer Ursprungsstelle sogar eine gemeinsame Muskelplatte bilden. — Diese Muskeln sind bei den *Macro podidae* nicht zu finden, sondern die kurzen Extensoren (*Inter ossei dorsales*) treten sofort unter den *Adductoren* hervor. — Der radiale volare *M. flex. brev. prof.* des 5. Fingers ist im allgemeinen den entsprechenden Muskeln der drei mittleren Finger gleich, und auf ähnliche Weise ist auch der ulnare gebildet in den Fällen, wo er sich nicht zum *Opponens* umgeändert hat. Der letztgenannte tiefe Beuger fehlt bei *Perameles* und *Phalanger*; bei *Phascolaretos* habe ich ihn nur bei dem einen von mir untersuchten Exemplar gefunden.

Die *Mm. flex. brev. prof.* haben bei den *Marsupialiern*, wenigstens bei einigen von denen einen Schritt weiter in der Entwicklung getan, indem sie nicht mehr ganz auf der Volarfläche der Metacarpalknochen liegen, sondern z. T. auch die Zwischenräume zwischen denselben einnehmen. Ausserdem bemerkt man noch in bezug auf die erwähnten Muskeln eine Andeutung zu einer derartigen Überlagerung der Fasern der nebeneinander liegenden Muskelbäuche, welche wir bei den höheren Säugern antreffen, wo sie zur Gruppierung der *Mm. flex. brev. prof.* in *Inter ossei volares* und *dorsales* geführt hat. (Vergleiche Fig. 9 und die Beschreibung der *Mm. flex. brev. prof.* bei *Didelphys*, S. 70—72.)

Ausser diesen auch bei den *Monotremen* vorkommenden

Mm. flex. brev. prof., welche bei den Marsupialiern sowohl von dem distalen Carpalknochen als von den Basen der Metacarpalien entspringen, trifft man bei der letzteren Gruppe in der Regel noch vier fast ganz selbständige dorsale Muskeln, Mm. extensores breves manus (Mm. interossei dorsales) an. Diese Muskeln, die sowohl wegen ihrer Innervation als wegen der Lage und in gewissen Fällen auch wegen ihrer gemeinsamen Insertion in einem genetischen Zusammenhang mit den Mm. flex. brev. prof. stehen dürften, liegen zum grössten Teil auf der Dorsalfäche der Hand, wo sie entweder von einem oder zwei benachbarten Metacarpalknochen entspringen und distalwärts oft mit den entsprechenden Mm. flex. brev. prof. zusammenfliessend in die Dorsalaponeurose übergehen oder vermittelt eines Sehnenbogens, an dem ihre Fasern sich befestigen, mit den Basen der zwei betreffenden Grundphalangen und den Ligamenten der Metacarpophalangealgelenke zusammenhängen. Dabei konvergieren sie doch gewöhnlich, ebenso wie die dorsalen Interossei des Menschen nach einer Linie, die längs dem 3. Finger geht. Bei *Perameles* verläuft aber die Konvergierungslinie dieser Muskeln längs dem 2. Finger. — Die kurzen Extensoren sehen oft aus wie ein dorsaler Ursprungskopf der entsprechenden M. flex. brev. prof., besonders der radialste von ihnen; und dass ein näherer Zusammenhang zwischen den beiden Muskelgruppen existiert, bestätigen auch die accessorischen Muskelbäuche, die Cunningham bei *Phalanger* und *Thylacinus* beschreibt und die zwischen den kurzen Extensoren und den Mm. flex. brev. prof. liegen.

Aus diesen Tatsachen folgt also, dass die bei den Marsupialiern angetroffenen Mm. extensores breves manus als dorsale abgetrennte Teile der Mm. flex. brev. prof. anzusehen sind. Und nach einer näheren Untersuchung der erwähnten Muskeln kann man mit einer gewissen Sicherheit behaupten, dass die einzelnen Mm. ext. brev. man. auf folgende Art entstanden

sind: Der erste wird von den dorsalen und radialen Fasern des radialen M. flex. brev. prof. des 2. Fingers, der 4. von den dorsalen und ulnaren Fasern des ulnaren M. flex. brev. prof. des 4. Fingers, und die zwei mittleren von den dorsalen Fasern je zwei entsprechender tiefer Beuger der Hand, gebildet. Bei gewissen Tieren (*Macropus*) macht jedoch der 4. M. ext. brev. man. den Eindruck, als wäre auch er aus Abspaltungen der zwei Mm. flex. brev. prof. zusammengesetzt. — Was die Sehnenbogen betrifft, an welchen die erwähnten Muskeln inserieren, kann man ihre Entstehung folgendermassen auffassen: Die beiden Muskelbäuche, welche sich zwischen den zwei Metacarpalknochen befinden und sich an den betreffenden Sehnenbogen ansetzen, haben früher mit je einer selbständigen Endsehne inseriert (Fig. 20 A.) Danach haben sich die distalen Teile der betreffenden Muskeln zu einem gemeinsamen Abschnitte miteinander vereinigt (Fig. 20 B.), der mit zwei Endsehnen inseriert. Wenn nun auch der gemeinsame Teil sehnig wird, so haben wir den zunächst spitzwinkligen Anfang zu einem Sehnenbogen, wie er z. B. bei *Phascolartos* zwischen dem 4. und 5. Finger vorkommt. Von dem gegenseitigen Abstand der nebeneinander stehenden Finger hängt dann die Form des betreffenden Sehnenbogens ab. (Vergl. Fig. 20 C. und den 2. M. ext. brev. man. in Fig. 16).

Wie schon oben angeführt, sind die Mm. ext. brev. man. (Mm. inteross. dors.) der Marsupialier den dorsalen Interossei der höheren Säuger und des Menschen kaum als gleichwertig anzusehen. Bei den Marsupialiern gibt es nämlich zugleich mit den kurzen Extensoren auch zwei Mm. flex. brev. prof. für jeden Finger, welche beim Menschen z. B. entweder dorsale oder volare Interossei genannt werden. Die dorsalen Interossei der höheren Säuger sind also dorsalwärts gewanderte Mm. flex. brev. prof. und nicht Abspaltungen von solchen wie die Mm. ext. brev. man. Ähnliche Muskeln wie die oben beschriebenen kurzen

Extensoren der Marsupialier findet man auch bei gewissen anderen Säugetieren, so z. B. ganz allgemein bei den Edentaten, wo die genannten Muskeln sich den Extensorsehnen näher anschliessen, ihre Innervation aber von dem Ramus volaris profundus n. ulnaris erhalten. Eben solche, obwohl oft sehr unbedeutende Muskeln hat man auch beim Menschen als Anomalien unter dem Namen Mm. extensores breves beschrieben. Dass wenigstens einige von den beschriebenen Varietäten, obwohl deren Innervation nicht beschrieben worden ist als Interosseus-Derivate und nicht immer, wie allgemein gedeutet, Reste

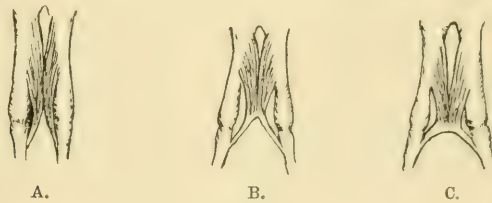


Fig. 20.

Drei verschiedene Stadien in der Entwicklung der Mm. extensores breves manus bei Marsupialiern (schematisch).

von den langen Extensoren anzusehen sind, liegt wohl ausser allem Zweifel (vgl. z. B. die Befunde von Gruber (19) 1879—89. Heft VI. 1886. Taf. II. Fig. 4d und 5d und von Orru (35) 1902 S. 84!). Bei einem von mir untersuchten Kinde kam an beiden Händen ein M. ext. brev. man. dig. III. vor, der seine Innervation durch dem 2. M. interosseus dorsalis vom Ramus volaris profundus n. ulnaris erhielt und demnach als Derivat dieses Interosseus, auf dessen Dorsalseite er lag, anzusehen ist. Auch Shmith (39) (1897 S. 50) hat eine ähnliche Innervation der fraglichen Muskeln konstatiert.

Bei den Marsupialiern, deren Hände zu mehr verwickelten Zwecken angewendet werden, als die der Monotremen, trifft

man auch eine viel höher entwickelte Muskulatur als bei diesen. Besonders die kletternden Formen zeigen dabei eine so hochgradige Entwicklung, dass man dort Anordnungen findet, besonders bei *Didelphys*, die in ganz überraschendem Grade an die des Menschen erinnern, wobei sie noch in verschiedenen Punkten eine fast schematische Klarheit im Aufbau der einzelnen Muskeln bewahrt haben. Auch die Hand dieses Tieres ist in manchen Punkten der des Menschen ähnlich, obwohl der relativ kräftiger gebaute Daumen nicht so vollständig opponierbar ist. Die beschränkte Opponierbarkeit macht sich auch im Muskelsystem erkennbar, da hier der *M. oppon. poll.*, wenigstens nicht in dem Sinne, wie beim Menschen, vorkommt. — Besonders bemerkenswert ist noch, dass die Hände des *Phascolaretos* sowie die des *Phalanger* in manchen Punkten Verhältnisse darbieten, welche man bei den Halbaffen in einer höheren Entwicklung wieder findet. So ist z. B. die Form der Hand dieser „Beutelaffen“ dadurch charakteristisch, dass die zwei radialen Finger in beträchtlichem Masse von den drei ulnaren abstehen, etwa so, wie bei den Halbaffen, bei denen doch wieder der 2. Finger weiter vom Daumen getrennt und oft sehr unbedeutend ist. Die gleichartige Anordnung der Finger ruft gewisse Ähnlichkeiten der Muskulatur hervor, so z. B. eine kräftigere Entwicklung des radialen *M. flex. brev. prof.* des 2. Fingers und die eigentümliche Verschmelzung der Adductoren der verschiedenen Finger unter Bildung des oben beschriebenen Muskelbogens, den man bei *Phalanger* und unter den Halbaffen bei *Stenops* und *Galago* antrifft. Auch die Teilung des *M. add. poll.* in verschiedene Portionen findet man bei den Halbaffen wieder, wo der betreffende Muskel sogar (*Stenops*) aus vier verschiedenen Köpfen bestehen kann. Der eigentümliche accessorische Muskel des ulnaren *M. flex. brev. prof.* des 4. Fingers bei *Phascolaretos*, kommt auch gerade in demselben Finger bei einigen Halbaffen (*Indris*, *Chiromys*) vor. Ausser-

dem zeigen noch die Muskeln des Kleinfingerballens, besonders die Teile des *M. flex. dig. V. brev.*, die sich mit dem *Abductor* vereinigen, bei den „Beutelaffen“, sowie bei den Beuteltieren im allgemeinen und bei den Halbaffen eine gewisse Übereinstimmung.

Schlussfolgerungen.

Aus den Untersuchungsergebnissen der zwei beschriebenen Säugetierordnungen lassen sich über die Phylogenese der kurzen Muskeln der Säugetierhand folgende Schlüsse ziehen.

I. Die Muskulatur der Hand entsteht teils (die oberflächlichen Schichten) aus Fasern, die direkte Fortsetzungen der antibrachialen Beugemuskeln bilden, teils (die tieferen Schichten) aus solchen, die ihren Ursprung von dem Handskelett nehmen und also vollständig auf die Hand beschränkt sind.

II. Zu den Derivaten der antibrachialen Beugemuskeln gehören:

1. Die *Mm. flexores breves manus*, die mit den volaren Fasern der längs der Mitte des Unterarms verlaufenden langen Flexoren zusammenhängen. Von diesen Muskeln findet man bei *Ornithorhynchus* vier, für die vier radialen Finger bestimmt, bei den Marsupialiern einen, nämlich den des 5. Fingers. Diese beiden Befunde deuten darauf hin, dass in der Hand der Säugetier-Urformen jeder Finger einen *M. flex. brev. man.* hatte (Fig. 21. A.). Ursprünglich entspringen diese Muskeln von den volaren Fasern des noch undifferenzierten *M. flex. dig. comm.*,

nach dessen Spaltung aber in einen *M. palm. long.*, *M. flex. dig. long. subl.* und *M. flex. dig. long. prof.*, von der Sehne des *M. palm. long.*

2. Die oberflächlichen Muskeln der beiden Randfinger. Diese hängen am Ursprunge mit den volarsten Fasern der langen Flexoren zusammen und bilden ursprünglich zu beiden Seiten der Vola je einen einheitlichen Muskelbauch¹⁾ (Fig. 21. A.). Nach der Spaltung der langen Flexoren bleiben

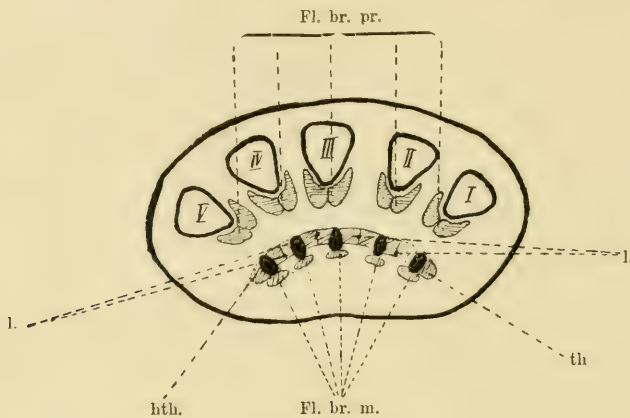


Fig. 21. A.

die Muskeln zunächst noch mit den sehnigen Fortsetzungen des *M. palm. long.* im Zusammenhang, trennen sich aber allmählich auch von diesem Muskel ab, indem sie das quere Carpalligament bilden, worauf sie auch proximale selbständige Skelettanheftungen gewinnen.

Die anfangs einheitlichen Muskelbäuche des Thenar- und Hypothenarballens spalten sich in verschiedene Bäuche und bilden auf der radialen Seite der Hand den *M. abd. poll. brev.*,

¹⁾ Der *M. abd. dig. V.* scheint doch am Ursprunge mehr von den anderen Hypothenarmuskeln getrennt zu sein, indem er mit den Fasern des *M. flex. carp. uln.* zusammenhängt.

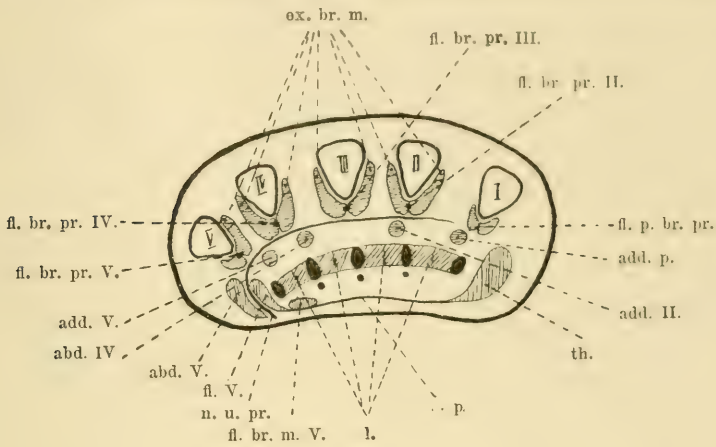


Fig. 21. B.

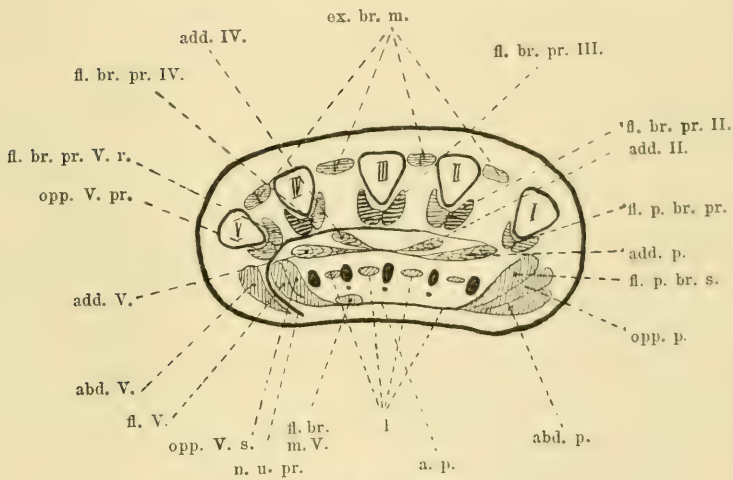


Fig. 21. C.

Erklärung zu Fig. 21.

Schematische Darstellung der Umwandlung der Handmuskeln bei Monotremen und Marsupialiern (im Durchschnitt gesehen). — A. Die ursprüngliche Säugetierhand nach der Monotremenhand konstruiert (Mit punktierten Linien gezeichnete Muskeln werden nicht bei den Monotremen ange- troffen). B. Eine niedrigere Entwicklungsstufe der Handmuskeln bei den Marsu- pialiern. C. Eine höhere Entwicklungsstufe der Handmuskeln bei den Marsu- pialiern. a. p. = Aponeurosis palmaris. th. = Der einheitliche Muskel des Hypothenarballens. Die Erklärung der übrigen Bezeichnungen auf der Seite 190—191.

den *M. opp. poll.* und den *M. flex. poll. brev. subl.* Auf der ulnaren Seite der Hand entstehen so der *M. abd. dig. V.*, der *M. flex. dig. V. brev.* und der oberflächliche Teil des *M. opp. dig. V.*, welche zwei letztgenannten Muskeln näher miteinander zusammenhängen. Ausser mit den mittleren Fasern der antibrachialen Beugemuskeln hängt von den genannten Handmuskeln der *M. abd. dig. V.*, und zwar in der Regel ausschliesslich mit dem *M. flex. carp. uln.* zusammen und ist deshalb, wie auch durch den *Ramus volaris profundus n. ulnaris* am Ursprunge von den anderen genannten Hypothenarmuskeln getrennt. Distalwärts schliesst er sich aber diesen direkt an (Fig. 21. B. und C.).

3. Die *Mm. lumbricales*, von denen es ursprünglich acht, ein Paar in jedem Intermetacarpalraum, wie wir sie noch bei den *Macropodidae* finden, gegeben hat (Fig. 21. A. und B.). Durch Verschwinden einiger dieser Muskeln ist die reduzierte Anzahl derselben bei den meisten Säugern entstanden.

Ausser den genannten Muskeln finden wir noch in der Hand Derivate der hypothetischen gemeinsamen Beugemasse in Form von Sehnen. Ursprünglich findet man nur eine Schicht von Sehnen, zu jedem Finger eine (Fig. 21 A). Nach weiter gediehener Differenzierung spaltet sich der sehnige Teil der Flexormasse, ebenso wie höher im *Antibrachium* der muskulöse, und bildet den *M. palm. long.*, den *M. flex. dig. long. subl.* und den *M. flex. dig. long. prof.* Bei *Didelphen* findet man noch muskulöse Fasern in der Hand, die früher beschriebenen accessoirischen Muskelbündel des *M. flex. dig. long. subl.*, die einen genetischen Zusammenhang der beiden langen Fingerbeuger abspiegeln.

III. Von den Muskeln der tieferen Vola findet man bei niederen Säugetierformen nur die paarweise angeordneten *Mm. flexores breves profundi*, von denen jeder Finger ursprüng-

lich zwei hat (Fig. 21 A). Diese sind anfangs reine Flexoren. Später bewahren den reinen Flexorcharakter nur die genannten Muskeln des 1. Fingers, die beiden Köpfe des *M. flex. poll. brev. prof.*, die oft sehr verkleinert mit dem *M. flex. poll. brev. subl.* verschmelzen, ja sogar teilweise oder ganz verschwinden können.

Die in Rede stehenden Muskeln der drei folgenden Finger sowie der radiale des 5. Fingers schieben ihre Insertionen zur Dorsalaponeurose der betreffenden Finger vor und spalten bei den Marsupialiern und bei einigen anderen Säugern ihre dorsalsten Fasern in der Weise ab, dass kleine dorsale Muskelbäuche, die *Mm. extensores breves manus* entstehen (Fig. 21 B und C). Diese Muskeln trifft man, wie gesagt, nur hier und da in der Klasse der Säugetiere; beim Menschen kommen sie anomalerweise vor. Sie entsprechen also nicht den dorsalen Interossei der höheren Säuger, sondern sowohl die *Mm. interossei volares* als die *Mm. interossei dorsales* entstehen bei diesen durch eine Lageveränderung der *Mm. flex. brev. prof.* (Vgl. Fig. 21 C. Die dunkler gestreiften *Mm. flex. prof.* entsprechen den dorsalen Interossei der höheren Säugetiere.)

Der ulnare *M. flex. brev. prof.* des 5. Fingers rückt mit seiner Insertion ulnar- und höher proximalwärts, greift auf das 5. Metacarpale über und verschmilzt mit dem von den oberflächlichen Muskelschichten des Hypothenarballens gebildeten *Opponens* zu einem aus zwei Portionen zusammengesetzten *M. opponens digiti V.*, der dann, wie z. B. beim Menschen, vom *Ramus volaris profundus n. ulnaris* durchbohrt wird.

Von den *Mm. flex. brev. prof.* durch den *Ramus volaris profundus n. ulnaris* getrennt liegen in der Vola die *Adductoren*. Wegen der gleichartigen Innervation schliessen sie sich den *Mm. flex. brev. prof.* näher an, und zwar so, dass der *M. add. poll.* zu dem ulnaren Bauch des *M. flex. poll. brev. prof.*, der *M. add. dig. II.* zu dem ulnaren Bauch des *M. flex. brev.*

prof. des 2. Fingers, der M. add. dig. IV. und der M. add. dig. V. je zu dem radialen Bauch der Mm. flex. brev. prof. des 4. und 5. Fingers in näherer Beziehung stehen (Fig. 21 B). Ob sie wirklich Abspaltungen von diesen Muskeln sind, lässt sich schwerlich feststellen.

Die proximalen Enden dieser anfangs als Flexoren funktionierenden Muskeln rücken allmählich nach der Mittellinie der Hand zu und bilden hier durch Verschmelzung die Adductorenraphe.

Literaturverzeichnis.

1. Aeby, Ch., Die Muskeln des Vorderarmes und der Hand bei Säugetieren und beim Menschen. Zeitschr. Wissensch. Zoolog. Bd. 4. (1860). S. 34.
2. v. Bardeleben, K., Zur Morphologie des Hand- und Fuss skeletts. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 19. Neue Folge. 12. Bd. H. II. Supplement 1785. S. 84.
3. — On the praepollex and praehallux with observations on the carpus of *Thériodesmus phyllarchus*. Proc. Zool. Soc. of London 1889. S. 259.
4. — Über die Hand- und Fussmuskeln der Säugetiere besonders die des Praepollex (Praehallux) und Postminimus. Anat. Anz. 1890. S. 435.
5. — Innervierung, Entstehung und Homologie der distalen Gliedmassenmuskulatur bei den Säugetieren. Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf V. Versamml. in München 1891. Ergänzungsh. z. Anat. Anz. 1891. S. 243.
6. — On the bones and muscles in the Mammalian hand and foot. Proc. Zool. Soc. London 1894. S. 354.
7. Brehm, Tierleben. Allgemeine Kunde des Tierreiches. Dritte, gänzlich umgearbeitete Auflage von Prof. Dr. Pechuel-Loesche. Säugetiere 1., 2. und 3. Bd. Leipzig und Wien 1890—1891.
8. Bronn, H. G., Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 6. Bd. V. Abt. Säugetiere: Mammalia. Bd. 1. Bearbeitet von C. G. Giebel & W. Leche. Leipzig 1874—1900.
9. Brooks, J., Morphology of the intrinsic muscles of the little finger, with some observations on the ulnar head of the short flexor of the thumb. Journ. of anat. and phys. vol. 20. (1885—1886). p. 645.
10. — Variations in the nerve supply of the flexor brevis pollicis muscle. Journ. anat. and phys. vol. 20. (1885—1886). S. 641.
11. Böving-Petersen och W. Dreyer, Djurvärlden. Öfrersättning och bearbetning af Anton Stuxberg. Stockholm. Bd. 1. 1902. Bd. 2. 1903. Bd. 3. 1904. (Bd. 3 Öfrersättning och bearbetning af M. Flöderus).
12. Cannieu, A. und Gentes, L., Innervation de tous les muscles de l'eminence thenar par la branche profonde du cubital. Bibliogr. anat. Tome 8. 1900. S. 99.

13. Carlsson, A., Untersuchungen über die weichen Teile der sogenannten überzähligen Strahlen an Hand und Fuss. Bihang till Kongl. svensk vetensk. akad. handl. Bd. 16. Afd. 4. Nr. 8. 1891 (N).
14. Coues, E., On the myology of the *Ornithorhynchus*. Proc. of the Essex instit. Vol. 6. P. 3. 1871. S. 157.
15. — The Osteology and Myology of *Didelphys Virginiana*. Memoirs of the Boston Society of Natur. Hist. Vol. 2. Part. 1. Nr. 3. Boston 1872.
16. Cunningham, D. J., The intrinsic muscles of the hand of the *Thylacine* (*Thylacinus cynocephalus*) *Cuscus* (*Phalangista maculata*) and *Phascogale* (*Phascogale calura*). Journ. anat. and phys. Vol. 12. 1878. S. 434.
17. Fewkes, J. W., Contributions to the myology of *Tachyglossa hystrix* (*Echidna hystrix* Aut). Bull. of the Essex instit. Vol. IX. 1877. S. 111.
18. Gräfenberg, E., Die Entwicklung der Knochen, Muskeln und Nerven der Hand und für die Bewegung der Hand bestimmten Muskeln des Unterarms. Med. Inaug.-Diss. Göttingen 1905.
19. Gruber, W., Beobachtungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie. Berlin 1879—1889.
20. Humphry, G. M., The myology of the limbs of the man, the ai, the two-toed anteater and the pangolin. Journ. anat. and phys. IV. 1870. S. 17.
21. Kajava, Y., Muutamia tutkimuksia käden lumbrikalihaksista. Duodecim. 1908. S. 123.
22. Kolster, R., Vergleichend-anatomische Studien über den M. pronator teres der Säugetiere. Anat. Hefte. Abt. 1. Arb. am anat. Institut. 1901. H. 56—57. S. 671—834.
23. Kopsch, Fr., Die Insertion der Mm. lumbricales an der Hand des Menschen. Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 15. H. 2. 1898. S. 70.
24. Le Double, A. F., Traité des variations du système musculaire de l'homme. Tome second. Paris 1897.
25. Macalister, On the myology of the Wombat (*Phascogale Wombat*) and the Tasmanian Devil (*Sarcophilus ursinus*). The Annals and Magazine of nat. hist. Vol. 5. 4. Series 1870. S. 153.
26. — The muscular anatomy of the Koala (*Phascogale cinereus*). The annals and magazine of nat. hist. Vol. 10. 4. Series 1872. S. 127.
27. — Report on the anatomy of insectivorous Edentates. The transactions of the royal Irish Academy. Vol. 25. 1875. S. 491.
28. Mac Cornick, A., Myology of the limbs of *Dasyurus viverrinus*. Journ. anat. and phys. Vol. 21. 1887. S. 103.
29. Manner-Smith, T., On some points in the anatomy of *Ornithorhynchus paradoxus*. Proc. Zool. Soc. 1894. Nr. 47. S. 694.
30. Mc. Key, W. J. S., The morphology of the muscles of the shoulder-girdles in Monotremes. Proc. of the Linnean Soc. of New South Wales. Vol. 9. 1894. S. 263.
31. Mc Murrich, P. J., The phylogeny of the forearm flexors. The Amer. Journ. Anat. Vol. 2. 1902—1903. S. 177.

32. Mc Murrich, The phylogeny of the palmar musculature. The Amer. Journ. anat. Vol. 2. 1902—1903. S. 463.
33. Meckel, F. J., *Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica*. Lipsiae 1826.
34. Mivart, G., On some points in the anatomy of *Echidna hystrix*. Trans. Linnean Soc. of London. Vol. 25. 1866. S. 379.
35. Orru, E., Su di un muscolo supranumerario e sulla disposizione della aponeurosi del dorso della mano nell'uomo. Monit. Zool. Ital. Vol. 13. Anno 13. 1902. S. 84.
36. Reinhardt, E., Über den Ansatz der Mm. lumbricales an der Hand des Menschen. Anat. Anz. Bd. 20. Nr. 5/6. 1902. S. 129—134.
37. Ribbing, L., Die distale Armmuskulatur der Amphibien, Reptilien und Säugetiere. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 23. 1908. S. 587.
38. Rüdinger, N. R., Die Muskeln der vorderen Extremitäten der Vögel und Reptilien mit besonderer Rücksicht auf die analogen und homologen Muskeln bei Säugetieren und dem Menschen. Naturkundige Verhandlungen van de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen te Haarlem. Tweede Verzameling 1868.
39. Smith, E. B., Some points in the anatomy of the dorsum of the hand with special reference to the morphology of the Extensor brevis digitorum manus. Journ. anat. and phys. Vol. 31. N. S. Vol. 11. 1897. S. 45.
40. Sutton, B., On the nature of certain ligaments. Journ. anat. and phys. Vol. 19. 1885. S. 27.
41. Weber, M., Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalien. Jena 1904.
42. Westling, Charlotte, Beiträge zur Kenntnis des peripheren Nervensystemes. II. *Ornithorhynchus paradoxus*. Bihang till kongl. svensk. vetensk. akad. handl. Bd. 9. 1884. Nr. 8.
43. — Anatomische Untersuchungen über *Echidna*. Bihang till kongl. svensk. vetensk. akad. handl. Bd. 15. 1890. Nr. 3.
44. Wiedersheim, R., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1898.
45. Windle, B. C. A. and Parsons, F. G., On the anatomy of *Macropus rufus*. Journ. anat. and phys. Vol. 32. 1898. S. 119.
46. Young, A. H., The intrinsic muscles of the Marsupial hand. Journ. anat. and phys. Vol. 14. 1879—1880. S. 149.
47. — The muscular anatomy of the Koala (*Phascogale cinereus*). Journ. anat. and phys. Vol. 16. 1882. S. 217.

abd. p. M. abductor pollicis brevis.
 abd. V. M. „ digiti V.
 add. p. M. adductor pollicis.
 add. II. M. „ digiti II.
 add. IV. M. „ „ IV.
 add. V. M. „ „ V.
 e. m. Epicondylus medialis humeri.
 ex. br. m. 1. Der erste M. extensor brevis manus.
 ex. br. m. 2. Der zweite M. „ „ „
 ex. br. m. 3. Der dritte M. „ „ „
 ex. br. m. 4. Der vierte M. „ „ „
 fl. c. r. M. flexor carpi radialis.
 fl. c. u. M. „ „ ulnaris.
 fl. br. m. I. M. flexor brevis manus digiti I.
 fl. br. m. II. M. „ „ „ „ II.
 fl. br. m. III. M. „ „ „ „ III.
 fl. br. m. IV. M. „ „ „ „ IV.
 fl. br. m. V. M. „ „ „ „ V.
 fl. br. pr. II r. Der radiale Bauch des M. flexor brevis profundus des 2. Fingers.
 fl. br. pr. II u. Der ulnare „ „ M. „ „ „ „ 2. „
 fl. br. pr. III r. Der radiale „ „ M. „ „ „ „ 3. „
 fl. br. pr. III u. Der ulnare „ „ M. „ „ „ „ 3. „
 fl. br. pr. IV r. Der radiale „ „ M. „ „ „ „ 4. „
 fl. br. pr. IV u. Der ulnare „ „ M. „ „ „ „ 4. „
 fl. br. pr. V r. Der radiale „ „ M. „ „ „ „ 5. „
 fl. br. pr. V u. Der ulnare „ „ M. „ „ „ „ 5. „
 fl. d. c. M. flexor digitorum communis.

- fl. d. pr. M. flexor digitorum longus profundus.
 fl. d. s. M. " " " sublimis.
 fl. p. br. pr. r. M. flexor pollicis brevis profundus caput radiale.
 fl. p. br. pr. u. M. flexor pollicis brevis profundus caput ulnare.
 fl. p. br. s. M. flexor pollicis brevis sublimis.
 fl. V. M. flexor digiti V. brevis.
 l. I u. Der auf der ulnaren Seite des 1. Fingers inserierende M. lumbricalis.
 l. II r. " " " radiales " " 2. " " M. "
 l. II u. " " " ulnaren " " 2. " " M. "
 l. III r. " " " radiales " " 3. " " M. "
 l. III u. " " " ulnaren " " 3. " " M. "
 l. IV r. " " " radiales " " 4. " " M. "
 l. IV u. " " " ulnaren " " 4. " " M. "
 l. V r. " " " radiales " " 5. " " M. "
 l. c. tr. Ligamentum carpi transversum.
 n. u. pr. Ramus volaris profundus n. ulnaris.
 o. p. Os pisiforme.
 opp. p. M. opponens pollicis.
 opp. V. M. " dig. V.
 opp. V^s. Die oberflächliche Portion des M. opponens digiti V.
 opp. V^{pr}. " tiefe " " M. " " V.
 p. l. M. palmaris longus.
 p. l.¹ Die tiefere Sehne des M. palmaris longus.
 p. l.² " volare " " M. " "
 pr. t. M. pronator teres.
 th. Der einheitliche Muskel des Thenarballens.

Tafel I.

Fig. 1. *Echidna aculeata*. Die volare Muskulatur des Unterarms und der Hand. — Der M. dorsoantebrachialis ist entfernt (Rechte Hand).

- n. c. m. r. Der radiale Zweig des N. cutaneus medius.
 n. c. m. u. " ulnare " " N. " "
 n. m. N. medianus.
 n. u. N. ulnaris.

Fig. 2. *Echidna aculeata*. Die kurzen tiefen Beuger. — Der distale Teil des gemeinsamen Fingerbeugers und die mit ihm zusammenhängenden Handmuskeln sind weggenommen (Rechte Hand). — Die mit einem Stern (*) versehenen Mm. flexores breves profundi sind sehnig.

Fig. 3. *Ornithorhynchus anatinus*. Die volare Muskulatur des Unterarms und der Hand. — Der sich an der Ulna anhaftende Teil des Hautmuskels ist entfernt (Rechte Hand).

Fig. 4. A. und B. *Ornithorhynchus anatinus*. Die ulnare Seite der tieferen Handvola zweier Männchen (Linke Hände).

- fl. br. pr. V r* Der sehnige radiale M. flexor brevis profundus des 5. Fingers.

Tafel II.

Fig. 5. *Ornithorhynchus anatinus*. Die kurzen tiefen Beuger eines Weibchens. — Der *M. flex. dig. comm.* und die mit ihm zusammenhängenden Handmuskeln sind entfernt (Linke Hand).

fl. br. pr. V r*, wie in Fig. 4.

Fig. 8. *Didelphys cancrivora*. Die volare Handmuskulatur. — Der *M. palm. long.* und ein Teil des *M. flex. dig. long. subl.* sind weggenommen. das *Lig. carp. transv.* ist durchgeschnitten (Linke Hand).

1. Eine vom *Antibrachium* kommende Sehne, die einen Ursprungskopf des 2. und 3. *Lumbricalis* bildet.
2. Ein kleiner Muskelbauch in diesem Teil der letztgenannten Sehne, der sich zu dem 2. *Lumbricalis* begibt.
3. Ein sehniger Ursprungskopf des 1. *Lumbricalis*.

acc. II., acc. III., acc. IV. Die von der Sehne des *M. flex. dig. long. prof.* zu der Sehne des *M. flex. dig. long. subl.* des 2., 3. und 4. Fingers verlaufenden accessorischen Muskelfasern.

Fig. 9. *Didelphys cancrivora*. Die Muskeln der beiden Randfinger und die der tieferen Vola. — Der *M. palm. long.* und die beiden langen Fingerbeuger, sowie der *M. flex. brev. man. dig. V.* und die *Adductores* sind entfernt, der mittlere Teil des *Lig. carp. transv.* und einiger Hypothenarmuskeln sind weggenommen (Rechte Hand).

Fig. 10. *Didelphys marsupialis*. Die *Mm. extensores breves manus* nach der Entfernung der volaren Handmuskeln, von der Volarseite gesehen (Rechte Hand).

Fig. 11. *Thylacinus cynocephalus*. Die volare Muskulatur der Hand. — Ein Teil der *Palmaraponeurose* und das *Lig. carp. transv.* sind entfernt (Linke Hand).

Tafel III.

Fig. 12. *Dasyurus viverrinus*. Die Beugemuskulatur des Unterarms, die Muskeln der Randfinger und die der tieferen Vola. — Die Sehnen der beiden langen Fingerbeuger in der Hand und die *Mm. lumbr.* sind entfernt (Rechte Hand).

1. Ein vom *M. pron. ter.* zum *M. flex. carp. rad.* gehendes Muskelbündel. fl. d. l. *M. flexor digitorum longus*.

Fig. 13. *Myrmecobius fasciatus*. Die Muskeln der beiden Randfinger und die der tieferen Vola. — Die *Palmaraponeurose* und die Sehnen der beiden langen Fingerbeuger in der Hand sind weggenommen, das *Lig. carp. transv.* ist durchschnitten (Linke Hand).

Fig. 14. *Perameles anurus*. Die Muskulatur der beiden Randfinger und die der tieferen Vola. — Die in der Vola befindlichen Fortsetzungen der Sehnen

des M. palm. long. und M. flex. dig. long. prof. sind wegpräpariert (Rechte Hand).

Fig. 16. *Phascolarctos cinereus*. Die Mm. extensores breves manus (Rechte Hand).

ex. br. m. 2 ^a .	Der radiale Bauch des 2. M. extensor brevis manus.
ex. br. m. 2 ^b .	„ ulnare „ „ 2. M. „ „ „
ex. br. m. 3 ^a .	„ radiale „ „ 3. M. „ „ „
ex. br. m. 3 ^b .	„ ulnare „ „ 3. M. „ „ „

Tafel IV.

Fig. 15. *Phascolarctos cinereus*. Die Muskeln der beiden Randfinger und die Adductoren. — Die Palmaraponeurose und ein Stück von den Sehnen der langen Fingerbeuger sind entfernt (Rechte Hand).

add. p¹. Der radiale Kopf des M. adductor pollicis.

add. p². „ ulnare „ „ M. „ „

fl. V¹. Der proximale Ursprungskopf des M. flexor digiti V. brevis.

fl. V². „ distale „ „ M. „ „ V. „

th. c. Ein von der Haut entspringender Teil des M. abductor pollicis brevis („thenar cutane“ Lépine beim Menschen).

* Ein zu dem ulnaren M. flex. brev. prof. des 4. Fingers gehörender getrennter Muskelbauch.

Fig. 17. *Phalanger orientalis*. Die Muskeln der beiden Randfinger und die Adductoren. — Die langen Fingerbeuger und der M. palm. long. sind weggenommen, das Lig. carp. transv. ist durchschnitten (Rechte Hand).

add. II¹. Der proximale Kopf des M. adductor digiti II.

add. II². „ distale „ „ M. „ „ II.

add. V¹. „ proximale „ „ M. „ „ V.

add. V². „ distale „ „ M. „ „ V.

abd. V¹. Der von der Sehne des M. flex. c. uln. entspringende Kopf des M. abd. dig. V.

abd. V². Der vom Os pisif. entspringende Kopf des M. abd. dig. V.

Fig. 18. *Macropus robustus*. Die Lumbricales und die volaren Muskeln der Randfinger. — Der distale Teil der Sehne des M. flex. dig. long. subl. und das Lig. carp. transv. sind entfernt (Linke Hand).

Die Textfiguren.

Fig. 6. Plexus brachialis bei *Ornithorhynchus anatinus*. (Linke Seite). S. 39.

Fig. 7. Schematische Darstellung des muskulösen Zusammenhanges beider langen Fingerbeuger bei *Didelphys*. S. 59.

Fig. 19. Schematische Darstellung des gegenseitigen Verhältnisses der Mm. pronator teres und flexor carpi radialis bei den Monotremen und Marsupialiern. S. 151.

Fig. 20. Die verschiedenen Stadien in der Entwicklung der Mm. extensores breves manus bei Marsupialiern (schematisch). S. 179.

Fig. 21. Schematische Darstellung der Umwandlung der Handmuskeln bei Monotremen und Marsupialiern (im Durchschnitt gesehen). S. 182, 183.

AUS DER UNIVERSITÄTS-FRAUENKLINIK ZU KIEL UND DEM LABORATORIUM DER
UNIVERSITÄTS-FRAUENKLINIK DER KGL. CHARITÉ ZU BERLIN.

DIE

MUSKULATUR IN EXTREMITÄTEN-

MISSBILDUNGEN.

VON

DR. ERNST GRÄFENBERG,
BERLIN-SCHÖNEBERG.

Mit 17 Abbildungen im Text.

Der Hochflut von Arbeiten über die Extremitäten-Missbildungen, die der Entdeckung der Röntgenstrahlen ihre Entstehung verdanken, ist jetzt eine gewisse Ruhe und Resignation gefolgt. Die Hoffnung, durch das Studium des Skeletsystems zu einer einheitlichen Deutung der ursächlichen Momente in der Genese dieser Entwicklungsstörungen zu gelangen, hat sich nicht in dem erwarteten Masse erfüllt.

Zwar haben die Fortschritte, die in der Erkenntnis der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklungsgeschichte gemacht sind, manchen Einblick in das Werden der Extremitäten-Missbildungen gewährt, aber ihre letzte Ursache haben sie noch nicht zu klären vermocht.

Dass von einem Zusammenhang der Missbildungen mit der Syphilis, der Allerwärtsursache, nicht die Rede sein kann, hat im Gegensatz zu der Annahme französischer Autoren eine Untersuchung der fötalen Organe auf Spirochäten durch ihr negatives Ergebnis exakt bewiesen¹⁾.

Ebensowenig hat die Vermutung, in einigen typischen Anomalien der Extremitäten die Wiederholung atavistischer Urformen zu sehen, einer Kritik standhalten können.

Jetzt besitzt die Theorie der amniogenetischen Entwicklungsstörungen die meisten Anhänger. Sowohl

¹⁾ Gräfenberg, Über den Zusammenhang angeborener Missbildungen mit der kongenitalen Syphilis. Dtsch. med. Wochenschr. 1908. 37.

Defekte wie Überproduktionen an den Extremitäten werden auf den Einfluss von Entwicklungsanomalien des Amnion zurückgeführt.

Endogene Störungen des Keimplasmas während der Embryonalentwicklung sind nach den Ansichten anderer die Ursachen der Extremitäten-Missbildungen. Noch unentschieden ist der Streit der Vertreter der exogenen und der endogenen Theorie. Es ist deshalb nicht verwunderlich, dass das Resümee der jüngsten Untersuchungen über die Extremitäten-Missbildungen in dem für den naturwissenschaftlichen Erkenntnistheoretiker tief beschämenden Nescimus Slingenberg's¹⁾ ausklingt.

Fast alle Untersuchungen der Extremitätenstörungen stützen sich auf die Durchforschung der äusseren Gestalt und des Knochensystems. Da gerade dieses letztere mit Hilfe der Röntgenstrahlen ganz besonders eingehend studiert worden ist, würde es sich nicht verlohnen, die Kasuistik der Extremitäten-Missbildungen durch eine morphologische Beschreibung von Beobachtungen zu vermehren, die sich nur unerheblich von den Veröffentlichungen anderer Autoren unterscheiden.

Ein anderer Gesichtspunkt hat unsere Untersuchungen veranlasst. Bereits K ü m m e l²⁾ hat bedauert, dass „die Abweichungen der Muskulatur, die wohl eine mehr allseitige Beachtung verdient hätten, . . . nur in wenigen Fällen genau verfolgt sind.“ Es ist auffallend, dass fast ausschliesslich die Morphologie und das Skeletsystem der Missbildungen eingehend durchforscht wurden, obwohl doch auch das Muskelsystem eine sehr bedeutungsvolle Komponente der Extremität repräsentiert. Jede Beschreibung bleibt ungenügend, wenn nicht

¹⁾ Slingenberg, Missbildungen von Extremitäten. Virchows Archiv. Bd. 193. 1908.

²⁾ K ü m m e l, Die Missbildungen der Extremitäten. Bibl. med. 1895. Stuttgart.

auch die Muskulatur und vielleicht auch die Blutgefäße mit den Nervenverästelungen in den Kreis der Untersuchungen gezogen wird. Diese Überzeugung hat bereits Ballowitz¹⁾ veranlasst, in seiner Arbeit über die Hyperdactylie des Menschen auch eine Übersicht über die Anomalien der Weichteile zu geben.

Deshalb hoffte ich, durch die Untersuchung des Muskelsystems der missgebildeten Extremitäten zur Klärung ihrer Genese beitragen zu können. Das reichhaltige Material der Kieler Frauenklinik und der Universitäts-Frauenklinik der Charité zu Berlin bot die beste Gelegenheit. Da es sich ausschliesslich um Früchte der vorgeschrittenen Embryonalentwicklung handelte, genügte die makroskopische Präparation der Extremitätenmuskeln, um über ihre Verteilung und Anomalien einen Überblick zu gewinnen.

1. Neugeborenes mit 7 Fingern an der rechten Hand.

Männliche, ausgetragene Totgeburt von 56 cm Länge und von guter Körperentwicklung. Die Mutter ist eine Erstgebärende ohne familiäre Belastung.

Die einzige Missbildung des sonst wohlgestalteten Kindes betrifft die rechte Hand, an der 7 Finger zur Ausbildung gelangt sind. Der rechte Arm unterscheidet sich in Länge und Umfang nicht von dem der anderen Seite. Dagegen ist die rechte Hand infolge ihrer Fingerüberzahl erheblich breiter als die linke.

Die rechte Hand ist radialwärts derart abgebogen, dass der letzte Finger in der geraden Fortsetzung der Ulna zu liegen scheint, während die radialen Finger mit dem Unterarmskelet einen Winkel von 90—120° bilden. Durch diese Stellung der

³⁾ Ballowitz, Über die Hyperdactylie des Menschen. Klinisches Jahrbuch. Bd. 13. 1904.

Fingerstrahlen wird der Eindruck einer fächerförmigen Anordnung erweckt (Fig. 1, 2, 3, 4).

Jeder Finger besitzt einen Metacarpalknochen und drei bewegliche Phalangen, von denen jedesmal die distalste von einem gut entwickelten Nagel gekrönt wird.

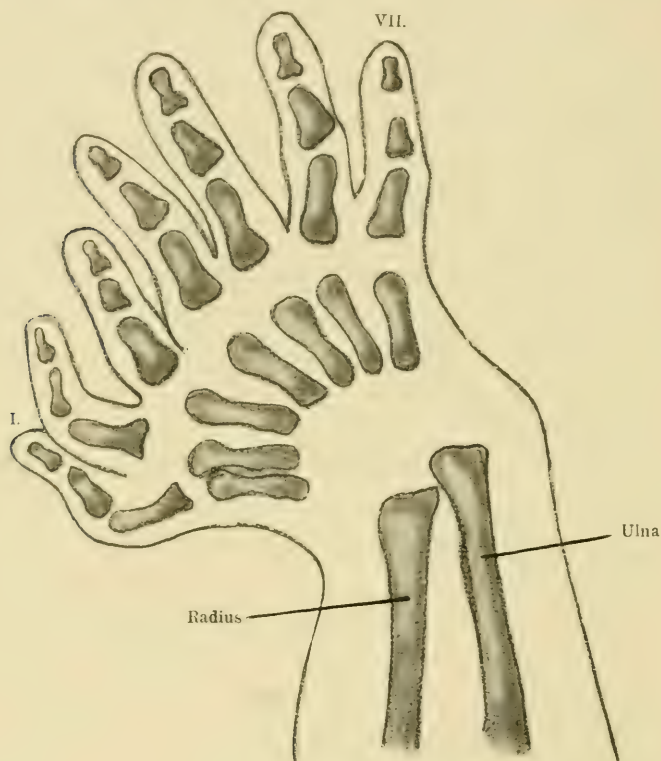


Fig. 1.

Rechte Hand mit 7 Fingern. Radiogramm der Dorsalseite.

Bei der Präparation des Muskelsystems stellt es sich heraus, dass sich die vier ulnaren Finger (4—7) wie die vier letzten Finger einer rechten Hand verhalten. Sie haben gemeinsame Extensoren und Flexoren, die in gewohnter Weise entspringen und ansetzen. Der *Extensor digg. commun.*

besitzt Sehnen für den 4., 5. und 6. Finger, während lateral neben ihm die Sehne für den 7. Finger einherzieht (Fig. 3). Dieser letzte Finger ist also der richtige „kleine Finger“ der Hand. Ebenso entspricht der 4. Finger mit seiner Muskulatur dem Zeigefinger, neben der Sehne des *Extensor digg. commun.* zieht ein *M. extensor indicis propr.* zum 4. Finger und versorgt ihn mit doppelter Extensorenmuskulatur.

In analoger Weise ist der *Flexor digg. sublimis* für den 4.—7. Finger bestimmt, die Sehne für den 7. Finger wird erst distal von der des 6. *Flexor* abgegrenzt. Die Sehnen liegen in der Sehnenscheide des *Lig. carp.* nicht wie sonst übereinander, sondern in einer Ebene nebeneinander. Ein kräftiger Muskelkopf geht vom Radius in den *Flexor sublim.* über. Auch der unter ihm gelegene *Flexor digg. profundus* schickt seine Sehnen zum 4.—7. Finger. Von diesen ist die Sehne für den 4. Finger, den Index, besonders gut isoliert.

Auch die Nervenversorgung (Fig. 2) entspricht bei diesen vier ulnaren Fingern (4—7) ganz der einer normalen, nicht missgebildeten Hand. Der *N. ulnaris* gibt Äste ab an die beiden am weitesten ulnarwärts gelegenen Finger 6 und 7, während der *N. medianus* an die beiden nächsten Finger 4 u. 5 herangeht. Da die beiden Nerven eine Anastomose in der *Vola manus* bilden, geht ein aus beiden kombinierter Ast zu den benachbarten Flächen des 5. und 6. Fingers.

Wir müssen aus diesen Beobachtungen resümieren, dass sich die vier ulnaren Finger (4—7) in ihrer Flexoren- und Extensorenmuskulatur, sowie in ihrer Innervation wie die vier ulnaren Finger einer Normalhand verhalten. Deshalb müssen die drei ersten an der Radialseite der Hand gelegenen Finger Fingerstrahlen sein, die unabhängig von ihnen an der dem Daumen zukommenden Stelle zur Entwicklung gelangt sind.

Die Unabhängigkeit der drei ersten radialen Finger findet

ihren offenkundigen Belég in der leichten Verschiebbarkeit dieser Finger gegen die homogene Masse des 4.—7. Fingers. Zudem

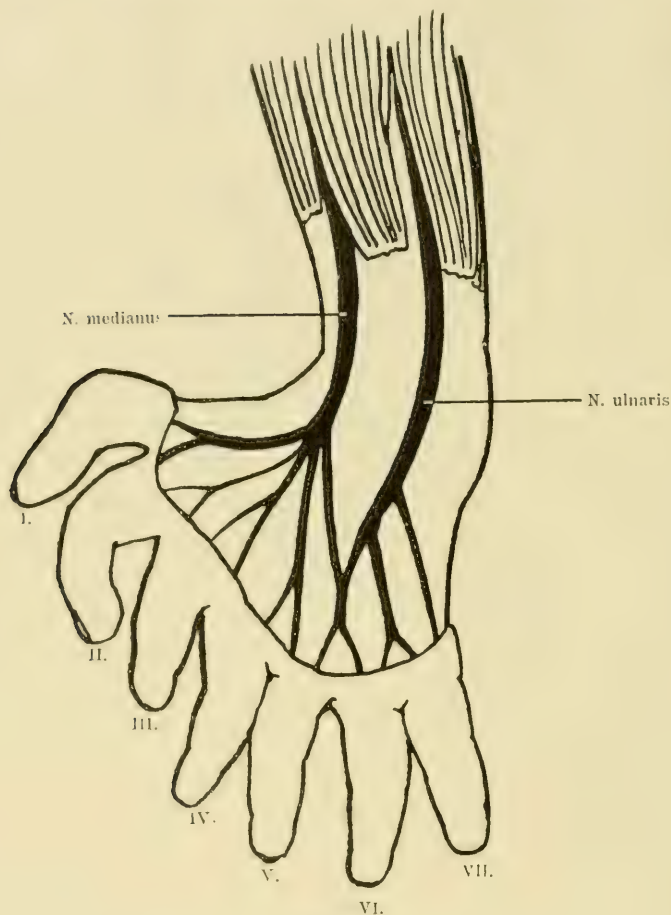


Fig. 2.

Nerven der Vola manus bei Hyperdactylie.

fallen sie durch ihre Kleinheit und Opponensstellung aus dem Rahmen der vier ulnaren in Fächerform angeordneten Finger.

Welcher der drei radialen Finger ist nun der Daumen? Einem normalen Daumen entspricht keiner von ihnen, denn

jeder Finger hat neben einem typischen Metacarpus drei gut ausgebildete Phalangenknochen.

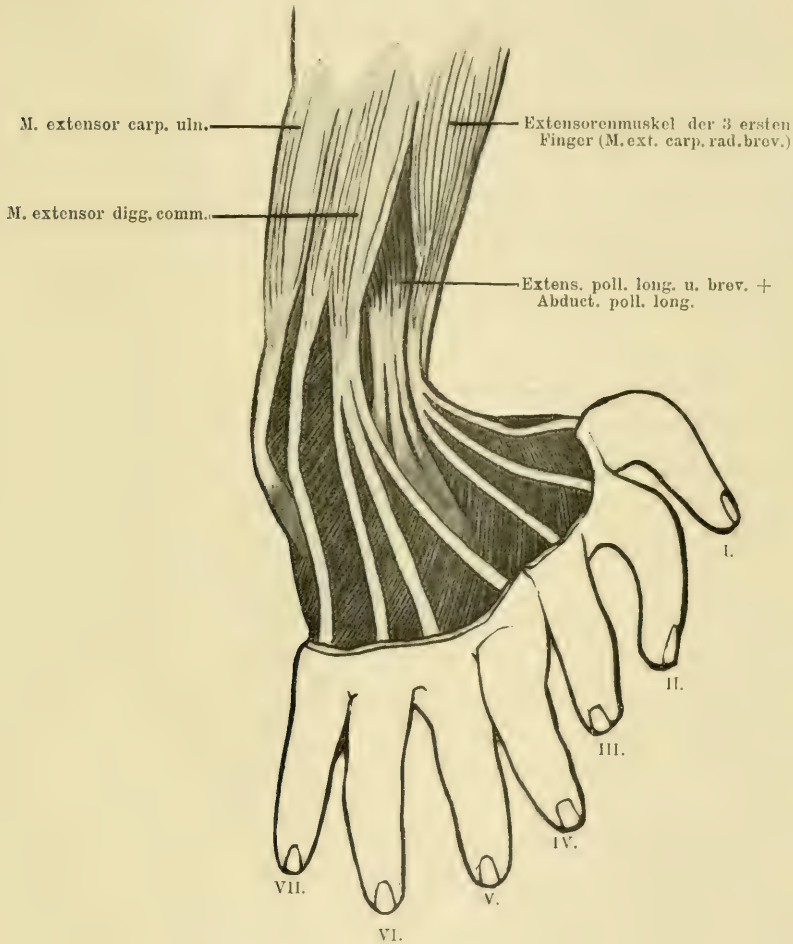


Fig. 3.

Extensorenmuskulatur einer 7 fingerigen Hand. Dorsalseite.

Den Aufschluss, den uns das Röntgenbild des Handskelets nicht geben kann, erhoffen wir von der Untersuchung der radialen Muskeln. Es folgt auf den *M. extensor digg.*

commun. eine tiefe Randmuskulatur, die in dem gleichen Niveau wie der *M. extensor indicis* entspringt und aus der Tiefe hervordringt (Fig. 3). Dieses Muskelkonvolut lässt sich in drei Muskelbäuche isolieren, deren Endsehnen im Bereich der Metacarpalknochen als gemeinsame Sehnenplatte am Periost endigen. Diese schlecht differenzierten Muskeln entsprechen den *Mm. extensor pollicis longus*, *extensor pollic. brevis* und *abductor pollic. longus*. Auffallenderweise treten sie nicht mit einem der drei ersten Finger in Verbindung, ihre Endsehnenplatte biegt ulnarwärts ab und verliert sich im Metacarpalskelet der vier ulnaren Finger, in deren proximalem Periost sie ausstrahlen.

Der lange Streckmuskel, der durch diese eben genannten Daumenstrecker von der Muskulatur des *Extensor digg. commun.* geschieden wird, entspricht in seiner Lage dem *M. extensor carpi radial. brevis* (Fig. 3). Gleich diesem kann er proximalwärts kaum von dem gemeinsamen Fingerstrecker der vier ulnaren Finger isoliert werden. Er strahlt aber nicht wie dieser an den Metacarpus III des normalen Handskeletes aus — der in diesem Falle dem Metacarpus V entsprechen müsste —, sondern geht just wie der benachbarte *Extensor digg. commun.* distalwärts vom *Ligamentum carpi dorsale* in drei starke Endsehnen über. Jede dieser Sehnen zieht an einen der drei radialen Finger und endigt hier in der gleichen Weise wie die langen Extensorensehnen an den vier ulnaren Fingern. Durch diesen Muskel erhält jeder der drei radialen Finger eine typische Extensorensehne und wird gleichwertig den vier ulnaren Fingern.

Der radialwärts neben ihm liegende *M. extensor carpi radialis longus* ist schmaler als der *Extensor brevis*. Ausserdem unterscheidet er sich erheblich von dem normalen Muskel, denn seine Endsehne tritt nicht mit dem Metacarpus *indicis*, d. h. mit dem Metacarpus IV. als dem Index der Miss-

bildung in Verbindung, sondern sie teilt sich in zwei sehnige Bänder, die in der distalen Carpalreihe unter dem Ligamentum carpi dorsale an einer Stelle verschwinden, wo der M. extensor carpi radial. brevis unter dem dorsalen Querband hindurchzieht.

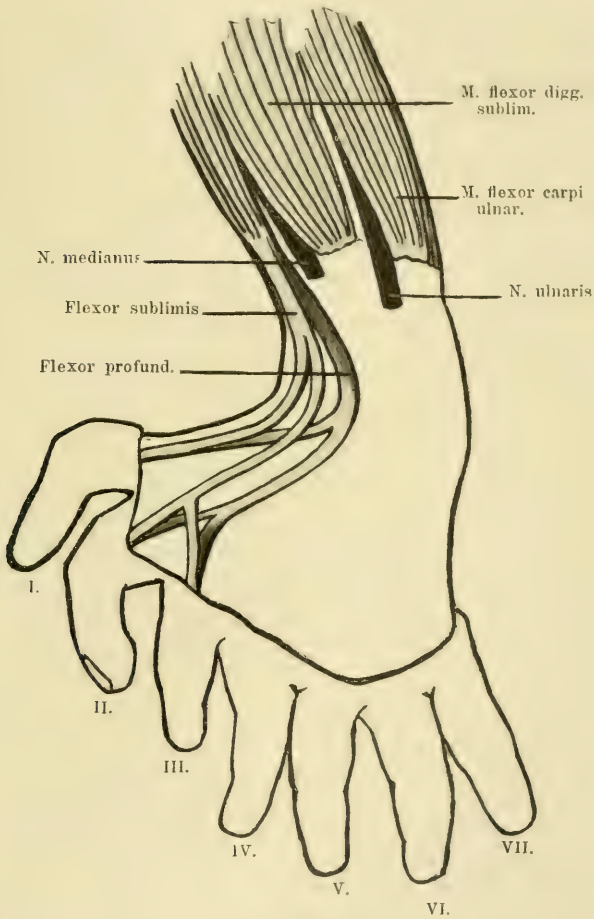


Fig. 4.

Flexorenmuskulatur der drei ersten Finger einer 7 fingerigen Hand.

Ein wenig kräftiger M. brachioradialis liegt unmittelbar neben dem M. extensor carpi radial. longus und setzt in gewohnter Weise an dem Processus styloideus radii an. Der

N. radialis scheidet den Brachioradialis von der Flexorengruppe der drei ersten Finger.

Die drei radialen Finger erhalten ihre Beugemuskulatur von einem oberflächlichen und einem tiefen Beuger (Fig. 4). Der oberflächliche Beuger hängt noch in der Mitte des Unterarmes mit dem M. flexor digg. sublimis der vier ulnaren Finger zusammen, sie werden erst durch den N. medianus geschieden. Sein Ursprung ist die Unterfläche des Flexor sublimis der ulnaren Finger, ihre Fasern sind hier innig verschmolzen. Aus dem Muskelbauch des oberflächlichen Beugers der radialen Finger geht eine oberflächliche Sehne für den 1. Finger ab, während die Hauptmasse weiter zieht und sich in die Endsehnen für den 2. und 3. Finger spaltet.

Der tiefe Beuger für die ersten drei Finger lässt sich in der Mitte des Unterarmes kaum sondern von dem M. flexor digg. profundus und vor allem nicht von der Sehne für den ersten der vier ulnaren Finger, dem Zeigefinger. Dieser tiefe Flexor entspricht nach Ursprung, Lage und Verlauf dem normalen Flexor pollicis longus. In ähnlicher Weise wie der oberflächliche Beugemuskel der drei radialen Finger geht auch der tiefe Beuger in zwei gleichstarke Sehnen über, von denen die am meisten lateral gelegene Sehne zum 1. Finger, die andere aber zum 2. und 3. Finger geht.

An den distalen Enden der drei ersten Metacarpalknochen strahlen die Endsehnen des oberflächlichen mit dem tiefen Beugemuskel zusammen und übernehmen gemeinsam die Beugung jedes Fingers (Fig. 4).

An den tiefen Flexoren setzen keine Lumbricales an. Der erste M. lumbricalis entspringt zwischen den Sehnen des letzten der drei radialen und des ersten ulnaren Fingers, des Zeigefingers.

Die gesamte übrige Unterarm- und Handmuskulatur ist schnell erledigt. Die Flexorengruppe der drei radialen Finger

wird von einem *M. flexor carpi radialis* und einem normalen *M. palmaris longus* gedeckt. Der *Flexor carpi radial.* endigt unmittelbar neben der Endsehne des *M. extensor carpi radialis longus* in einer untrennbaren sehnigen Membran. Ein grosser und breiter *M. flexor carpi ulnaris* geht zum *Os pisiforme* und schickt einen breiten sehnigen Strang zu der Muskulatur des Kleinfingerballens.

Die kleinen Muskeln der Hand sind makroskopisch nicht gut zu differenzieren. Ein *M. palmaris longus* ist recht augenfällig. Die Muskulatur des 1. Fingerballens ist nur sehr dürftig angelegt. Dagegen ist der *M. adductor pollicis* in erstaunlicher Grösse entwickelt, er kommt weit herüber von den ulnaren Fingern und zieht bis zum 1. Metacarpus.

Über die Gefässversorgung ist an dem fixierten und nicht injizierten Objekt leider nichts zu sagen. —

Erst durch das Studium der Muskulatur dieser Missbildung gelangen wir zu der sicheren Überzeugung dass die überzähligen Fingerstrahlen ausschliessliche Bildungen der Radialseite sind und dass die ulnare Seite der missgebildeten Extremität an der Hyperdactylie unbeteiligt ist.

Seit den Untersuchungen von v. Bardeleben¹⁾ sind überzählige Skeletanlagen, die an den Randflächen der Hand beobachtet wurden, gern als atavistische Anklänge an eine phylogenetisch hyperdactyle Extremität gedeutet worden. Alle Knochenanlage radialwärts neben dem Daumenstrahl sollen einem Präpollex entsprechen, wie alle an der ulnaren Seite der Hand gefundenen Kerne auf einen Postminimus der niedrigen Vertebraten zurückgeführt werden.

¹⁾ v. Bardeleben, Zur Morphologie d. Hand- u. Fuss skelets. Jenaische Zeitschr. Bd. 19. 1886.

Es könnte sich in unserem Falle nur um Präpollex-Fingerstrahlen handeln, die an der radialen Seite der Extremität in überraschend guter Ausbildung entwickelt sind. Eine solche Annahme ist aber nur berechtigt, wenn überhaupt ein Fingerstrahl gefunden wird, der in seinem morphologischen Aufbau einem normalen Pollex entspricht. Erst dann dürfen wir von einem Prä-Pollex sprechen.

Der dritte Finger, der radial neben dem als Zeigefinger zu deutenden 4. Finger gelegen ist, kann sicherlich nicht der Daumen der rechten Hand sein. Er besitzt nämlich nicht nur drei Phalangen, sondern er wird zudem von Muskeln versorgt, die keineswegs als normale Daumenmuskeln imponieren. Denn die Extensoren des Daumens stehen ebensowenig wie der lange Abductor mit dem 3. Finger in Verbindung, sie verlieren sich nämlich im Bereich der Metacarpalknochen des 4.—6. Fingers.

Andererseits besteht ein so inniger Zusammenhang mit den beiden ersten Fingern, dass der 3. Finger unmöglich von diesen getrennt werden kann. Sie haben einen gemeinsamen tiefen und oberflächlichen Beuger, und der gleiche Streckmuskel schickt seine Endsehnen an die drei radialen Finger. Auch ihre Innervation wird durch gemeinsame Nervenstämmе vollzogen. Es könnte deshalb nur die Gesamtheit der drei radialen Finger dem Daumen gleichgesetzt werden, die drei Finger wären demnach die Derivate des e i n e n Daumenstrahles. Trotzdem eine solche Annahme theoretisch möglich wäre, ist sie angesichts des beschriebenen anatomischen Aufbaues der überzähligen Finger nicht beweiskräftig. Abkömmlinge des Daumens dürfen nicht mehr als zwei Phalangen in ihrem Fingerskelet aufweisen, und vor allem müssten doch die Extensoren und der lange Abductor des Daumens mit diesen drei Fingern in Verbindung stehen.

Die drei radialen Finger sind in ihrem Skeletsystem und in ihrer Muskelversorgung den vier ulnaren Fingern analog

angelegt. Ebenso wie diese hat jeder Finger drei Phalangen. Und ein oberflächlicher und ein tiefer Beugemuskel liefern für jeden Finger eine Beugesehne, die einer Muskelanlage entstammen, die innig mit den Flexoren der vier ulnaren Finger zusammenhängt. Auch die Streckmuskulatur liegt in nächster Nachbarschaft zu dem Extensor digg. commun. der vier ulnaren Finger.

Diese Übereinstimmung in den Skelet- und Muskelanlagen stempelt die drei radialen Finger zu Fingeranlagen, die den übrigen Fingern gleichwertig an die Seite zu setzen sind. Sie haben mit einem Daumen nichts gemein. Es fehlt der Daumen! Seine Anlage ist dort zu suchen, wo die Sehnenplatte des Extensor pollicis longus und brevis und des Abductor pollicis longus im Metacarpalskelet endigt. Hier zwischen dem 4.—6. Metacarpus muss die Daumenanlage gelegen sein. Dass sie nicht zur Entwicklung gelangt ist, muss mit der Anwesenheit der drei radialen Finger in Zusammenhang stehen.

Die drei radialen Finger haben sich zum Teil der Muskulatur bedient, die für den Daumen und die radiale Seite des Unterarmes bestimmt war. Der Flexor pollicis longus liefert die tiefen Beugesehnen, während die Muskulatur des Extensor carpi radialis brevis für die Extensorenmuskulatur in Anspruch genommen wird. Dagegen sind die echten Extensoren und der lange Abductor des Daumens nicht für die Muskulatur der überzähligen Finger aufgebraucht worden.

Dürfen wir, trotzdem ein Daumen fehlt, die drei überzähligen Finger als Präpollexstrahlen deuten? Es könnten ja diese auf Kosten des verloren gegangenen Pollex zur vollen Ausbildung gelangt sein. Eine solche Annahme ist aber nur dann berechtigt, wenn die Muskulatur der missgebildeten Hand phylogenetische Entwicklungsstadien reproduziert. Ballowitz verlangt mit Recht, dass eine atavistische Skelettmisbildung auch mit „atavistischen Anklängen“ der Skelettmuskulatur kom-

biniiert ist. Weder in der vergleichenden Myologie noch in der vergleichenden Embryologie findet sich aber ein Analogon für unsere Muskelbefunde. Auch als Varietät ist eine ähnliche Beobachtung nicht bekannt.

Zudem ist es mehr als unwahrscheinlich, dass die Säugerextremität „einen vielfingerigen Urahn“ (Joachimsthal)¹⁾ besitzt. Nach Gegenbaur müsste man sonst zu den fossilen Reptilien zurückgehen, deren Finger allerdings gar wenig Ähnlichkeit mit dem Typus der jetzigen Wirbeltierextremität aufweisen.

Ballowitz hat aus den gleichen Gründen die phylogenetische Theorie der überzähligen Finger abgelehnt und sich zu der Spaltungstheorie bekannt, nach der „die Hyperdactylie des Menschen eine durch Spaltung der indifferenten Anlage entstandene Missbildung darstellt.“ Ballowitz stützt diese Ansicht auf die Beobachtung, dass die Muskeln der überzähligen Finger stets Abkömmlinge der normalen Muskulatur und keine Sonderbildungen sind.

Allerdings gelten diese Überlegungen zu Recht, wenn man nur die Muskelbäuche und ihren Ursprung der Vergleichung zugrunde legt. Man sieht der Muskulatur am Unterarm nicht an, welche eigentümlichen Ansatzpunkte an der Hand ihr Endziel sind. Der Flexor pollicis longus wird in der von uns untersuchten Hand zum dreigeteilten tiefen Beuger, der unter einem sonst nicht vorhandenen oberflächlichen Beuger der drei radialen Finger gelegen ist. Ebenso wenig kann ein Extensor carpi radialis brevis einer normalen oberen Extremität verglichen werden mit jenem Extensor, der die Strecksehnen für die drei überzähligen Finger abgibt. Es handelt sich schon um Sonderbildungen, die mit der normalen Muskulatur nur den Ursprung gemein haben.

¹⁾ Joachimsthal, Angeborene Verbildungen der oberen Extremitäten. 1900.

Joachimsthal hat einen dreigliederigen Daumen auf Grund der eigentümlichen Lokalisation der Epiphysenkerne im Röntgenbilde und der Dreizahl der Phalangen als einen überzähligen doppelten Zeigefinger angesprochen und er glaubt, dass der Daumen selbst nicht zur Entwicklung gelangt ist. Auch mancher andere als dreigliederiger Daumen beschriebene erste Finger soll ein überzähliger Zeigefinger bei fehlendem Daumen sein.

Trotz der Differenz in der Zahl der Finger hat unsere Beobachtung mit der Beschreibung Joachimsthals eine gewisse Ähnlichkeit. Tatsächlich fehlt in unserem Falle der normale Daumen, an seiner Stelle finden sich allerdings statt eines Fingers solcher drei mit je drei Fingergliedern. Auch findet das von Joachimsthal beschriebene Fehlen des Daumenballens bei unserer Missbildung in der ausserordentlich dürftigen Entwicklung der Thenar-Muskeln sein Analogon und gleichzeitig seine Erklärung.

Aber doch können die drei radialen Finger unseres Falles nicht als überzählige Zeigefingerstrahlen im Sinne Joachimsthals gedeutet werden. Joachimsthals Annahme fällt mit der Untersuchung der Muskulatur der Missbildung. Nur die Präparation der für die Dorsalseite des Daumens bestimmten Muskeln zeigt uns, dass sich diese an einer Stelle des Handskeletes verlieren, die medialwärts von den drei radialen Fingern gelegen ist. Wenn diese Finger mit dem Zeigefinger (Digitus IV.) in genetischer Beziehung ständen, müssten die Insertionspunkte der Daumenstrecke lateral von den Strecksehnen der drei überzähligen Finger gelegen sein, statt dass die Extensorenmuskulatur der drei ersten Finger gerade von den Zeigefinger Muskeln durch die Sehnenplatte der unbenutzten Daumenmuskulatur geschieden wird. Deshalb können die drei radialen Finger nur lateral von dem fehlenden Daumen entstanden sein.

Die Deutung der drei radialen Finger wird immer komplizierter, wenn sie weder mit dem Zeigefinger noch mit dem Daumen und noch weniger mit dem hypothetischen Präpollex genetische Beziehungen gemein haben. Die Unabhängigkeit des Skelet- und Muskelsystems gegenüber den vier ulnaren Fingern ist eine so eklatante, dass ein Zusammenhang der drei radialen Finger mit der übrigen rechten Hand recht wenig Wahrscheinlichkeit besitzt. Denn es müsste stets die Spaltung einer gemeinsamen Anlage der Ausgangspunkt der Missbildung gewesen sein, für die bisher jede beweisende Beobachtung fehlt und deren Angriffspunkt im vorliegenden Falle völlig unerklärlich ist.

Ausser durch Spaltung einer einfachen Anlage können aber überzählige Finger auch durch eine Verschmelzung vorher unabhängiger Fingerstrahlen entstanden sein. Wenn sich der knospenden Extremitätenanlage andere nicht zu der Extremität gehörende Strahlen anlagern und in engen Kontakt treten, so resultieren Extremitäten mit übergrosser Fingerzahl.

Ein Paradigma für diesen Entstehungsmodus der Hyperdactylie gibt ein Präparat aus der Sammlung der Charité-Frauenklinik.

2. Ileo-Thoracopagus tetrabrachius tripus.

Bei einem breit verwachsenen Thoracopaguspaar mit vier gut ausgebildeten oberen Extremitäten ist je eine untere Extremität miteinander verschmolzen, so dass nur drei untere Extremitäten resultieren.

Die gemeinsame Extremität ist kürzer als die übrigen normalen Beine und wird in adduzierter, flektierter Stellung gehalten (Fig. 5). Der relativ grosse und breite Fuss trägt acht

Zehen, von ihnen liegen sieben fächerförmig in einer Ebene nebeneinander, während die 8. Zehe dorsalwärts die übrigen überdeckt. Sie entspringt in der Mitte des Metacarpalskeletes und läuft in schräg medialer Richtung über die anderen Zehen



Fig. 5.

Gemeinsame untere Extremität eines Ileo-Thoracopagus tetrabrachius tripus.

hinweg, gegen die sie sehr gut verschieblich ist. Die Längsachse dieser dorsalen Zehe ist gegen die Sagittalebene des Fusses um 90° gedreht, man sieht deshalb bei der Ansicht von oben statt auf ihre Dorsalfläche auf die Seitenkante der 8. Zehe. Das Endglied trägt an seiner Kuppe 2 Nägel, die auf der Breitseite liegen und die schmale Seitenkante frei lassen.

Man hat den Eindruck, dass zwei Zehen mit ihren Plantarflächen aneinandergelegt sind.

Von den sieben übrigen Zehenanlagen ist die mittelste, die 4. Zehe, am grössten, nach beiden Seiten nehmen die Zehen an Grösse symmetrisch ab, so dass die an den Seiten gelegenen Zehen gleich klein sind. Die festere Verankerung einzelner Zehen untereinander gestattet die Trennung in zwei Lager; den lateralen 3 Zehen stehen 4 mediale Zehen gegenüber.

Im Röntgenbild (Fig. 6)¹⁾ besitzt jede der beiden Randzehen nur 2 Phalangen. Auch in der dorsalen 8. Zehe lassen sich neben einem kräftigen Metatarsalknochen nur 2 Phalangen nachweisen. Im Tarsus finden sich drei Knochenkerne. Die beiden vor- und übereinander gelegenen Ossifikationscentren sind als die Anlagen von Calcaneus und Talus zu deuten. Sie stehen in Verbindung mit dem einzigen Unterschenkelknochen, der nach Form und Grösse als Fibula angesprochen werden muss. Der seitlich neben diesen beiden Tarsalknochen gelegene Kern hat die Gestalt eines Calcaneus am Ende der Fötalperiode. Er wird deshalb als ein zweiter Calcaneus der missbildeten Extremität gedeutet.

Im gleichen Sinne einer äusserlichen Scheidung von drei lateralen Zehen gegenüber vier medialen Anlagen ist auch die Muskulatur der beiden Zehenkomplexe deutlich isoliert. Ein gut differenzierter Muskel, der median zu den Mm. peronei gelegen ist, sendet eine Extensorensehne zu jedem der drei lateralen Zehen. Von diesem Muskel geht ein charakteristischer M. peroneus tertius für den lateralen Fussrand hervor. Es ist demnach die am weitesten lateral gelegene Zehe eine typische kleine Zehe, auf die medianwärts eine 4. und 3. Zehe folgen muss.

Die vier übrigen Zehen erhalten ihre Sehnen von einem

¹⁾ Das Röntgenbild verdanke ich der Liebenswürdigkeit des kgl. Röntgeninstitutes (Prof. Grunmach) der Berliner Universität.

Muskel, der an der entgegengesetzten Seite des Unterschenkels gelegen ist, dort wo wir den *M. tibialis anticus* zu finden gewohnt sind. Von diesem Muskel strahlen vier Sehnen als Extensoren in die vier Finger über. Eine dünne Sehne wird von der am nächsten an die Mittellinie des Fusses grenzenden Extensorensehne abgezweigt und geht in die dorsalwärts verschobene 8. Zehe über.

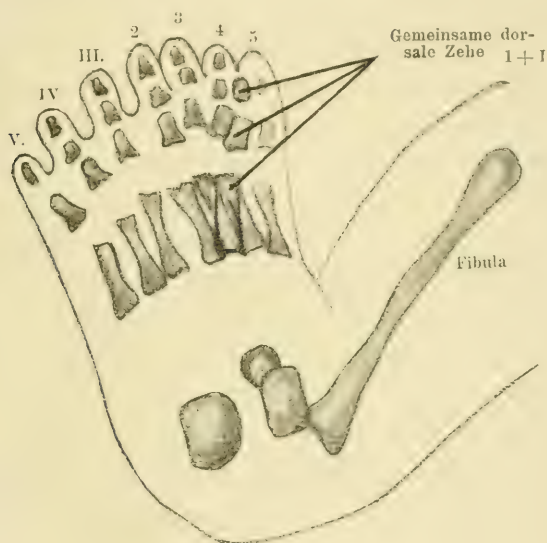


Fig. 6.

Ileothonacopagus tetrabrachius tripus. Gemeinsame untere Extremität.
Dorsalansicht. Radiogramm.

Diese 8. Zehe erhält ihre Streckmuskulatur von einer Muskulanlage, die aus der Tiefe zwischen den beiden langen Extensorenanlagen hervorzieht. Da der Finger auf die Kante gestellt ist und entsprechend dem doppelten Nagel auch eine doppelte Dorsal- bzw. Extensorenseite besitzt, ziehen die Extensorensehnen zu beiden Seiten der Zehe herab. Jede der beiden Extensorensehnen zerfällt in der Höhe der Grundphalange in zwei Hälften, so dass jede Extensorenseite des dorsalen

8. Fingers zwei Extensorensehnen besitzt. Ausser diesen Muskelsehnen zieht hart an der unteren Seitenkante, die auf den übrigen Fingern ruht, je eine dünne Sehne ohne Zusammenhang mit der Streckmuskulatur abwärts. Sie dringt aus der Tiefe des Tarsalskeletes hervor und liegt soweit entfernt von den Extensoren, dass man in ihr den letzten Rest der für den Finger bestimmten Flexorenmuskulatur erblicken möchte. Es ist der Doppelfinger mit seinen Plantarflächen zusammengefügt, deshalb findet die Beugesehne hier keinen Platz und wird seitlich und dorsalwärts gedrängt.

Der dorsale Finger muss aus zwei Fingeranlagen zusammengesetzt sein, seine äussere Oberfläche und das eigentümliche Verhalten der Extensorensehnen lässt keine andere Deutung zu. Da diese Sehnen aus einer sonst für die grossen Zehen bestimmten Muskelanlage entspringen, so muss die eigentümliche Zehe der grossen bzw. einer doppelten grossen Zehe entsprechen. Die Isolierbarkeit der Extensorenmuskeln in verschiedene Individuen ist sicherlich auf die Confluenz einer zweifachen Anlage der grossen Zehe zurückzuführen.

Ein *M. tibialis anticus* fehlt. Ein analoger Muskelbauch ist zwar vorhanden, aber seine Sehnen sind die Extensoren für die vier Zehen der Fusshälfte. Seitlich folgen auf ihn zwei Muskeln, die in Ursprung und Verlauf den *Mm. peronei* gleichen. Es sind also an jeder Seite des Unterschenkels und Fusses *Mm. peronei* zur Anlage gelangt, die durch ihre Anwesenheit den Eindruck der bilateralen Symmetrie des Fusses in eklatanter Weise vervollständigen. Es ist zweifellos an jeder Aussen- seite des distalen Extremitätenendes die laterale Seite je einer Extremität zur Anlage gelangt, man findet hier die Muskulatur und die kleiner werdenden Zehen des Kleinzehenrandes. Am Grosszehenrande ist die Verschmelzung erfolgt, deshalb sind hier auch die tiefsten Veränderungen in Muskulatur- und Skeletsystem erfolgt. Die seitlichen Zehen jedes Fusses sind erhalten

geblieben, links finden sich noch drei normale, rechts vier unveränderte Zehen. Ein beiden Füßen gemeinsamer Hallux ist bei der Verschmelzung dorsalwärts gedrängt. Der rechte Fuss ist in allen seinen Skeletbestandteilen vorhanden, die 2.—5. Zehe liegen in einer Ebene nebeneinander, nur die grosse Zehe ist auf die Dorsalseite verschoben. Dagegen ist dem linken Fuss die 2. Zehe verloren gegangen. Ihr Untergang beruht vielleicht auf einer gegenseitigen Verschiebung der beiden Füße übereinander, die gemeinsame Extremitätenanlage liegt nicht völlig in einem Niveau, es sind die Zehen des rechten Fusses ein wenig über die des linken Fusses geschoben.

Die Beugemuskeln des Unterschenkels zeigen in ihrem schlecht isolierbaren Convolut breiter Muskelbäuche noch deutlich die Anklänge an die Verschmelzung doppelter Anlagen. Diese doppelte Anlage ist besonders deutlich an dem *M. gastrocnemius*, der je eine Endsehne zu jedem der beiden Calcanei des Fuss skeletes schickt. Von diesen beiden Calcanei entspringen die *Mm. flexores digg. breves* mit breiter Platte. Ein *M. tibialis post.* entzieht sich des Nachweises. Es teilen sich zwei Muskeln der Beugeseite des Unterschenkels in die Versorgung der Zehen mit Beugesehnen. Ebenso wie an der Extensorenseite strahlt der eine Muskel in die vier Zehen des rechten Fusses, der andere in die übrigen drei Zehen aus. Der dreigeteilte Beuger des linken Fusses ähnelt in Grösse, Ursprung und Verlauf sehr einem *Flexor hallucis longus*.

Die kurzen Zehenbeuger sind in der *Planta pedis* zu einer breiten homogenen Muskelplatte verschmolzen, deren Doppelnatur nur durch eine Einziehung zwischen den beiden Calcanei angedeutet wird.

Das Knochenskelet des Unterschenkels besteht ausschliesslich aus einem einzigen schmalen und langen Knochen, der in seiner Gestalt einer *Fibula* gleicht. Er steht anscheinend

mit dem Talus-Calcaneus der rechten Fussanlage in Verbindung.

Es besitzt diese durch eine Verschmelzung zweier getrennter Extremitätenanlagen entstandene Missbildung einer Reihe von Vergleichspunkten mit jener an erster Stelle beschriebenen hyperdactylen Missbildung der oberen Extremität. In beiden Fällen ist bei oberflächlicher Betrachtung kaum ein Hinweis auf eine Doppelanlage gegeben. Erst das Studium der 8. dorsalen Zehe und die eigentümliche Anordnung der Muskulatur beweisen die Verschmelzung von zwei getrennten Füßen. In einem solchen Falle, wo jede Zehe einem vollwertigen Teil des Extremitätenskeletes entspricht, muss jede einen eigenen Metacarpalknochen besitzen.

Es fehlt an dem Doppelfuss ein *M. tibialis anticus*, an seiner Stelle findet sich ein langer Zehenstrecker für die Zehen des rechten Fusses. Auch an der hyperdactylen Hand ist statt eines *Extensor carpi radialis brevis* ein langer Fingerstreckmuskel vorhanden, der nicht in die normale Muskulatur der Hand hineingehört. An dem Doppelfuss darf dieser Muskel wohl als eine dem zweiten Fuss angehörige Anlage gedeutet werden, an der Hand ist diese Annahme nur durch einen Rückschluss auf die Fussmissbildung erlaubt.

In ähnlicher Weise ist das Verhalten der Beugemuskeln am Unterschenkel durch die Verschmelzung der beiden Extremitätenanlagen getrübt. Es fehlt der *M. tibialis anticus*, und ein den *M. flexor hallucis longus* substituierender Muskel sendet seine Endsehnen an die drei Zehen des linken Fusses. Vermutlich gehört dieser Muskel der linken Extremität an, wenn auch die Entscheidung nur mit Vorsicht zu fällen ist. Sie ist noch schwieriger an der vielfingerigen Hand, denn der oberflächliche Beuger der drei radialen Finger ist völlig atypisch

für die normale Muskulatur. Dagegen ist die Dreiteilung des an der Stelle des Flexor pollicis longus gefundenen Muskels identisch mit dem dreigeteilten Flexor an der Doppelmissbildung des Fusses.

Diese eigentümliche Ähnlichkeit in der Muskulatur der beiden Extremitätenmissbildungen lässt einen tiefen Blick in das Werden der hyperdactylen Extremitäten tun. Die Verschmelzung zweier Extremitätenanlagen zu einem Doppelfuss unterliegt keinem Zweifel. In analoger Weise dürfen wir uns die Entwicklung einer vielfingerigen Hand nach unserem Beispiel denken. Die drei überzähligen radialen Finger (Fig. 1—4) sind der Rest einer zweiten Hand, die an der Stelle des vermutlich durch sie vernichteten Daumens der rechten Hand aufsitzen. Diese Finger sind entweder völlig unabhängige Gebilde von der rechten Hand und sind nur nach Art einer Verschmelzung von Doppelmissbildungen mit dieser in enge Beziehungen getreten, oder aber es ist an der rechten Hand die von Bolk und Slingenberg hervorgehobene Fähigkeit der terminalen Abschnitte zur Verdoppelung deutlich in die Erscheinung getreten. Es würde so die Doppelhand den übrigen Doppelbildungen an den Rumpfen an die Seite zu stellen sein und zu einer Duplicitas anterior und posterior würde sich eine Duplicitas lateralis hinzugesellen.

Die Bedeutung einer rudimentären Doppelhand muss jedoch ausschliesslich für jene Extremitäten reserviert bleiben, deren überzählige Finger einen eigenen Metacarpus besitzen. Denn nur diese Fingerstrahlen sind gleichwertig den normalen Fingeranlagen einer Hand. Diese Gruppe ist streng zu scheiden von jenen überzähligen Fingern, die ohne einen eigenen Metacarpalknochen zu besitzen auf das innigste ihrem Nachbarfinger angegliedert sind. Das Verhalten der Muskulatur gibt, wie die folgenden Beispiele lehren, über die Berechtigung zu dieser Trennung Aufschluss.

3. Doppelseitige Hyperdactylie.

Männlicher Fötus von 44 cm Länge mit Missbildung beider Hände und doppelseitigem Wolfsrachen.

Die Störung in der Entwicklung der rechten Hand besteht in einer Hyperdactylie von 7 Fingern (Fig. 7). Zwei eng verbundene radiale Finger stehen in einer Opponensstellung gegenüber den übrigen fünf Fingern. Ihre Unabhängigkeit wird zudem dokumentiert durch einen erheblichen Zwischenraum zwischen diesen beiden Fingergruppen. Der letzte, der 7. Finger, ist eng an den 6. Finger angegliedert. Beide überzähligen Finger sind gut entwickelt, demgemäss findet sich an der Spitze jedes Endgliedes ein normaler Fingernagel.

Der 1. Finger an der Daumenseite ist der kleinste aller Fingeranlagen. Er besitzt keinen eigenen Metacarpus, seine Grundphalange steht mit der Basis des Metacarpus für den 2. Finger in Gelenkverbindung (Fig. 8). Die beiden ersten Finger haben jeder nur zwei Phalangen, sie sind deshalb sicherlich Derivate des Daumenstrahles.

Der 7. Finger ist viel inniger mit dem 6. Finger verbunden. Eine breite Brücke von Weichteilen verbindet die Grundphalangen der beiden ulnaren Finger. Nur die beiden letzten Phalangen des 7. Fingers sind als gut isolierte Fingerabschnitte ausgebildet. Auch der 7. Finger hat keinen eigenen Metacarpalknochen und steht ebenfalls mit dem Metacarpus seines Nachbarfingers in Gelenkverbindung. Während aber die Grundphalange des 1. Fingers von der proximalen Gelenkfläche des Nachbarmetacarpus ausgeht, setzt die Grundphalange des 7. Fingers am distalen Ende des 5. Metacarpus an.

Die Differenz in der Verbindung der überzähligen Finger mit dem Metacarpalskelet hat eine grosse entwickelungsgeschichtliche Bedeutung. Bei dem Vergleich der beiden Randstrahlen muss auffallen, dass der 1. Finger mit der proximalen

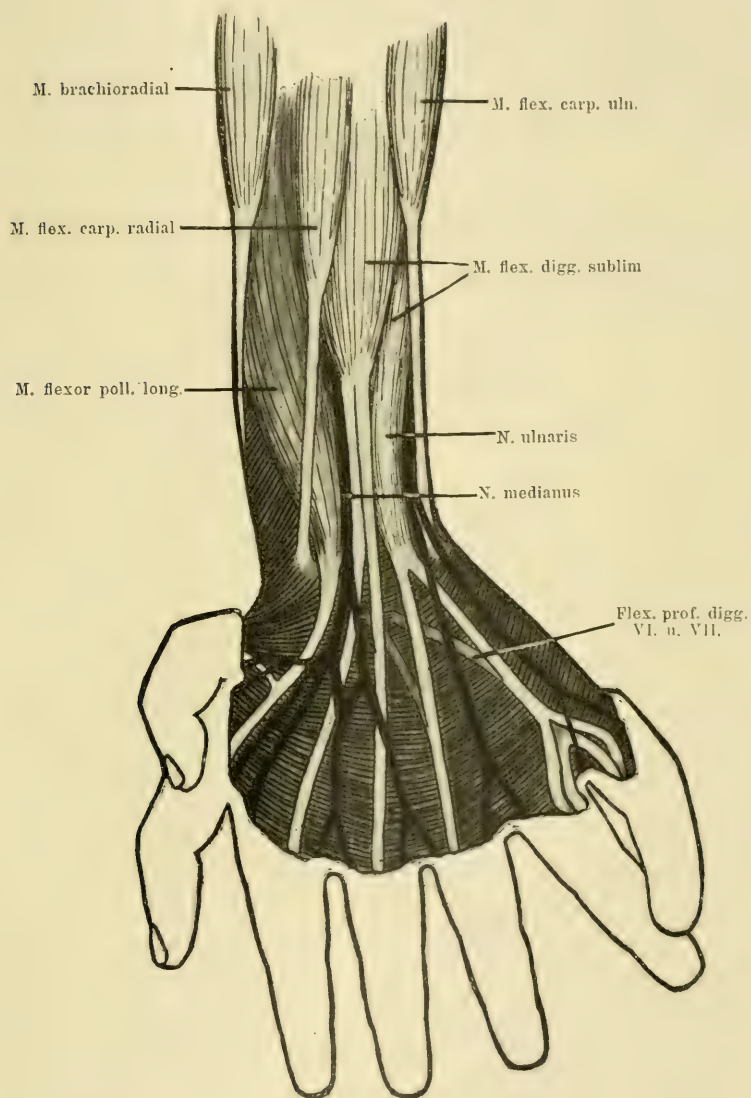


Fig. 7.

Hyperdactylie. Volarseite.

Gelenkfläche des Nachbarmetacarpus, der 7. Finger aber mit dem distalen Ende des letzten Metacarpus in Verbindung steht. Von der Überzeugung ausgehend, dass der Ausgangspunkt des Fingerstrahles von dem Handskelet bei beiden überzähligen

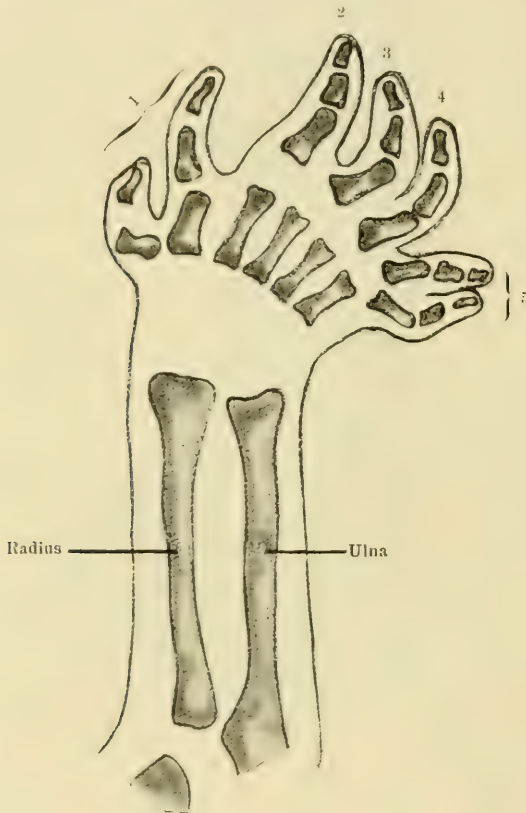


Fig. 8.

Hyperdactylie, rechte Hand. Radiogramm.

Strahlen homolog ist, müssen wir annehmen, dass die proximale Gelenkfläche der 6. Grundphalange, die zum Kleinfinger der normalen Hand gehört, der proximalen Gelenkfläche des 1. Metacarpus entspricht. Diese

Eigentümlichkeit steht im guten Einklang mit den Beobachtungen an der werdenden Hand in der menschlichen Ontogenese. Es ist nämlich auf Grund der Embryogenese der 1. Metacarpus kein primärer Mittelhandknochen, sondern eine Grundphalange (Gräfenberg)¹⁾. Der Metacarpus I ist in das Multangulum majus übergegangen. Es ist nur so verständlich, dass ein überzähliger Daumenstrahl mit dem proximalen Gelenkkopf des „1. Metacarpus“ in Verbindung steht.

Muskulatur: Die Missbildung der Extremität ist ohne Einfluss auf die langen Beugemuskeln des Unterarmes geblieben (Fig. 7). Nur ein *M. palmaris longus* ist auch hier nicht nachzuweisen, eine Eigentümlichkeit, die allen untersuchten Missbildungen eigentümlich war. Auch an dieser Hand ist die Sehne für den normalen 4. Finger, d. h. den 5. Finger unserer Missbildung der oberflächlichste Teil der Beugemuskulatur. Von dieser recht kräftigen Sehne geht im Bereich des *Lig. carpi volare* eine nur wenig schwächere Sehne ulnarwärts ab, die im Verein mit einer breiten Sehne des *Flexor digg. profundus* die Beuger für die beiden letzten Finger liefert. Es fehlt eine eigene oberflächliche Sehne für die beiden ulnaren Finger. Während sonst „der kleine Finger“ einen isolierten *Flexor sublimis* aus der oberflächlichen Beugemuskulatur erhält, wird in diesem Falle von der Flexorensehne des 5. Fingers, dem normalen 4. Finger, eine Sehne für die beiden ulnaren Finger abgezweigt.

Diese oberflächliche Sehne vereinigt sich mit der isolierten tiefen Sehne der ulnaren Finger zu einer breiten Platte, die sich erst am distalen Ende der Grundphalangen, dort wo die Weichteilbrücke zwischen den Grundphalangen der beiden letzten Finger aufhört, in die Muskelsehnen der beiden letzten Finger dichotomisch teilt (Fig. 7). Diese Sehnenendplatte ist in der Zeichnung gut herauspräpariert veranschaulicht.

¹⁾ Gräfenberg, Die Entwicklung der Knochen, Muskeln und Nerven der Hand. *Anatom. Hefte*. Bd. 30. 1905.

Jeder der beiden ulnaren Finger hat eine oberflächliche und eine tiefe Beugersehne. Beide sind während ihres gemeinsamen Verlaufes im Metacarpalskelet durch feste Bänder miteinander verankert. In der Mitte der Grundphalangen weicht die oberflächliche Sehne in zwei Hälften auseinander und flankiert seitlich die erst am Übergang zur Mittelphalange sich teilende tiefe Beugesehne. Durch diese Divergenz der Endsehnern in verschiedener Höhe laufen die Sehnen nicht mehr übereinander, sondern nebeneinander in beide Finger hinein. Am 6. Finger liegt der oberflächliche Beuger medial von der tiefen Beugesehne, während er am 7. Finger lateral neben dem Flexor profundus verläuft. Im Bereiche der Mittelphalange dringt der oberflächliche Beuger unter die tiefe Sehne und endigt hier.

Die Beugesehnen der beiden ersten Finger sind die Endsehnern des Flexor pollicis longus. Die Sehne des 2. Fingers ist die direkte Fortsetzung des langen Daumenbeugers, von der die Sehne des 1. Fingers fast rechtwinkelig entspringt.

Vier Lumbricales sind in normaler Weise entwickelt; der Lumbricalis IV liegt medial von der Beugesehne für den 6. und 7. Finger.

Streckseite: Der M. extensor digg. commun. sendet starke Endsehnern zum 3. bis 5. Finger. Von der Sehne des 5. Fingers zweigt eine schmale Sehne für den 6. Finger ab. Der M. extensor dig. quinti der normalen Hand teilt sich in zwei Hälften, von denen je eine in den 6. und 7. Finger ausstrahlt. Die Sehne für den 6. Finger verschmilzt mit jener von der Strecksehne des 5. Fingers abgezweigten dünnen Sehne. Die recht dünne Strecksehne des 7. Fingers endigt an der Grundphalange.

Ein Extensor indicis proprius ist nicht vorhanden.

Die Daumenstrecker sind gut und isoliert entwickelt. Der Extensor pollicis longus setzt an der Basis der 2. Phalange des 2. Fingers an. Von der Sehne des langen Daumenstreckers

geht ein schmaler Sehnenstreif zu den Sehnen des Extensor pollicis brevis. Dieser kurze Daumenstrecker zieht herab zur 1. Phalange des 2. Fingers, während der Abductor pollicis longus an dem 1. Metacarpus dort zu endigen scheint, wo die Grundphalange des 1. Fingers mit ihm in Verbindung tritt. Vielleicht strahlt noch ein Teil der Sehne auf die Grundphalange des 1. Fingers aus.

Die Mm. carpi radial. longus und brevis sind nicht voneinander zu isolieren. Ihre gemeinsame starke Endsehne setzt an der Basis des 2. und 3. Mittelhandknochens an. Der M. brachioradialis ist im Gegensatz zu dem Muskel des Erwachsenen ein sehr schlaffer und dünner Muskel.

Die Nerven des 1. Fingers bis zur radialen Hälfte des 5. Fingers liefert der N. medianus, die ulnare Hälfte des 6. Fingers und die beiden letzten Finger versorgt der N. ulnaris (Fig. 7). Eine Anastomose zwischen Medianus und Ulnaris ist nicht mit Sicherheit festzustellen.

Die linke Hand trägt an der Kleinfingerseite einen kleinen überzähligen Finger. Er hat keine beweglichen Gelenke und macht deshalb einen plumpen Eindruck. Dieser 6. Finger ist der Basis der Grundphalange des 5. Fingers seitlich angesetzt und divergiert gegen sie mit einem Winkel von ca. 45°.

Das Skelet des 6. Fingers enthält nur eine kleine, aber gut geformte Endphalange.

Entsprechend der schlechten Ausbildung des 6. Fingers ist auch seine Muskulaturanlage. Weder die Beuge- noch die Streckmuskeln senden Muskelsehnen in ihn hinein. Einzig ein feiner Ast des N. ulnaris dringt bis zu ihm vor.

Auch an der linken Hand fehlt der M. extensor indicis proprius. —

Der Vergleich dieses Falles mit der an erster Stelle beschriebenen Missbildung lehrt, dass trotz der Übereinstimmung in der Zahl der überzähligen Finger beide Missbildungen völlig

verschiedenartig sind. Die Differenz macht sich schon im äusseren Bau, noch mehr aber im Skelet- und Muskelsystem geltend. Dort waren drei Fingerstrahlen an der radialen Seite zur Ausbildung gelangt, die den normalen Daumen unterdrückt hatten und eine sehr selbständige Stellung gegenüber den übrigen Fingern besaßen. Hier sind sämtliche typischen Finger der rechten Hand vorhanden und nur zwei winzige Finger sind als radiale und ulnare Anhängsel der Hand angefügt. Ihre enge Zugehörigkeit zu den Nachbarfingern geht einmal aus dem Fehlen eines eigenen Metacarpus hervor, es wird aber vor allem durch die Muskelversorgung offenbar. Beide überzähligen Finger besitzen keine eigene Muskulatur, sie werden mitversorgt von Muskeln, die für den richtigen Daumen und kleinen Finger bestimmt sind und die nur mit sekundären Teilungsprodukten in die überzähligen Finger ausstrahlen. Zweifellos ist die Flexorenseite besser mit Muskeln versehen als die Streckseite, der erste Finger der rechten Hand besitzt keinen Streckmuskel. Andererseits ist der überzählige Finger der linken Hand völlig ohne Muskulatur.

Es gibt sicherlich für die Zusammengehörigkeit der überzähligen Finger dieser Missbildung mit dem radialen bezw. ulnaren Nachbarfinger keinen exakteren Beweis als durch das Studium der Muskelverteilung. Schon der Abgang der Sehne für den ersten Finger ist ein Zeichen seines Abhängigkeitsverhältnisses von dem Nachbarfinger. Dieses wird noch deutlicher an der Muskulatur der ulnaren Finger. Wir wissen, dass die Sehne des Flexor sublimis digg. im Gebiete der Grundphalange in zwei Hälften auseinanderzuweichen pflegt, um die Sehne des M. perforans, des Flexor profundus, hindurchtreten zu lassen. Dieser Teilungsvorgang spielt sich auch an der Sehne des oberflächlichen Beugemuskels für den 6. und 7. Finger ab, und durch das geschaffene Joch tritt die Sehne des tiefen Beugers hervor. Unmittelbar darauf zerfällt auch die tiefe Beuge-

sehne in zwei gleiche Hälften. Dadurch, dass je eine Hälfte der oberflächlichen und tiefen Beugesehne in die beiden letzten Finger ausstrahlt, erhält jeder der beiden Finger genau die Hälfte der für sie bestimmten Beugemuskulatur.

Es entspricht also offenbar jeder der beiden ulnaren Finger für sich nur der Hälfte eines normalen Fingers der Kleinfingerseite. Ebenso wie nur die Summe der Beugemuskeln an den beiden ulnaren Fingern dem normalen Beuger des kleinen Fingers gleichkommt, so dürfen auch nur die beiden ulnaren Finger zusammen dem typischen Kleinfingerstrahl als gleichwertig an die Seite gestellt werden.

Ausschliesslich diejenigen Fingerstrahlen sind als vollwertig zu betrachten, die einen eigenen Metacarpalknochen besitzen. Deshalb sind die drei überzähligen Finger an der Radialseite jener eingangs beschriebenen Missbildung echte Fingeranlagen, die sich in nichts von den typischen Fingern der Hand unterscheiden. Einer solchen Stellung entspricht auch die Muskulatur der überzähligen Finger. Sie ist völlig unabhängig von den für die Nachbarfinger bestimmten Muskeln, wenn es sich um echte Fingerstrahlen mit eigenem Metacarpalskelet handelt. Fehlt jedoch einem überzähligen Finger der Metacarpus, so ist diese Fingeranlage nur ein Teil des Nachbarfingers, mit dem er den Metacarpalknochen und die Muskulatur teilt.

Die Teilung der gemeinsamen Fingeranlage ist nicht immer identisch mit einer analogen Teilung der Muskelanlagen. Die paritätische Teilung der Beugemuskel-Anlagen der rechten Hand unserer dritten Missbildung repräsentiert den günstigsten Fall einer Teilung der gesamten Fingeranlage. Denn sehr häufig besitzen überzählige Finger keine Muskulatur mehr, die linke Hand der gleichen Missbildung mit ihrem völligen Muskeldefekt ist ein treffendes Beispiel. Zwischen diesen beiden Extremen finden sich die mannigfachsten Übergänge, statt gut ausgebildeter Muskelsehnen strahlen rudimentäre Sehnenstreifen

in den Fingerappendix ein oder aber es ist nur die Muskulatur der Volarfläche — vergl. den überzähligen Daumen der rechten Hand im Fall III. — vorhanden.

Es ist möglich, dass die Bevorzugung der Volarfläche, während die Streckseite keine Muskulatur besitzt, auf der zeitlichen Differenz in der Genese der Muskulatur der Hand beruht. Denn die Entwicklung der Beugemuskeln folgt beim menschlichen Embryo stets der Ausbildung der Streckmuskeln hinterdrein (Gräfenberg).

Trotz einer guten Ausbildung der äusseren Gestalt der überzähligen Finger kann das Skelet und die Muskulatur recht schlecht zur Anlage gelangt sein. Ein Beleg für diese Beobachtung sei Fig. 9, die einem weiblichen Neugeborenen von 48 cm Länge angehört. Ausser einem überzähligen Finger an der Kleinfingerseite beider Hände besteht noch ein grosser Nabelschnurbruch mit Leber als Inhalt.

4. Doppelseitige Hyperdactylie.

Der sonst gut geformten Hand sitzt an der ulnaren Seite dort, wo der Metacarpus endigt, ein sehr kleiner und dünner Finger auf, der gegen die übrigen Finger auffallend leicht beweglich ist. Der kleine ulnare Finger trägt auf seinem Endglied einen kleinen Fingernagel.

Das Radiogramm (Fig. 9) lässt in dem überzähligen Finger drei distinkte Knochenkerne erkennen, von denen der proximale der kleinste ist. Er liegt als fast rundliches Gebilde in der Höhe der distalen Metacarpalenden und ähnelt auffallend wenig den beiden anderen Knochenkernen des 6. Fingers, die in ihren Konturen grosse Ähnlichkeit mit einem Mittel- bzw. Endglied der Finger besitzen.

Der überzählige 6. Finger hat keine eigene Muskulatur. Die kurzen Muskeln des Kleinfingerballens sind deutlich ge-

trennt von der Basis des 6. Fingers. Einzig eine unscharf begrenzte Gewebsbrücke vermittelt den Zusammenhang zwischen der überzähligen Fingeranlage und der übrigen Hand. Auch bei genauer Durchforschung können in ihr keine Ausläufer der Beuge- oder Strecksehnen nachgewiesen werden, der



Fig. 9.

R. Hand. Überzähliger Finger an der Kleinfingerseite. Radiogramm.

Knochen ist unmittelbar vom Unterhautfettgewebe und der Haut überzogen.

Nur die Nn. radialis und ulnaris senden je einen dünnen Nervenast in den 6. Finger hinein. —

Diesen Haupttypen ähneln die übrigen untersuchten Missbildungen, allerdings ohne dass eine bestimmte Gesetzmässigkeit

keit über den verschiedenen Differenzen waltet. Vor allem ist bemerkenswert, dass mit der guten Entwicklung von Gestalt und Skelet nicht eine entsprechende Ausbildung der Muskulatur Hand in Hand geht. Deshalb ist Ballowitz beizupflechten, der die übermässig exakten Thesen Levins¹⁾ nur mit Einschränkungen anerkennen will.

Es haben auch sonst immer die alles erklärenden Hypothesen in der Teratologie nicht das gehalten, was sie versprochen. Gerade die Extremitäten-Missbildungen geben ein anschauliches Bild von der Irrfahrt der Anschauungen, die das Problem ihrer Entstehung lösen wollten.

Es wäre ein nutzloses Unterfangen, auf Grund unserer wenigen Beobachtungen ein abschliessendes Urteil über die Theorie ihrer Genese zu fällen. Wir dürfen nur versuchen, das Resultat unserer Untersuchungen mit den herrschenden Anschauungen zu vergleichen.

Man wird Slingenberg's Reserve beipflechten müssen, wenn er die Bedeutung des Amnions als Ursache der Hyperdactylie in Zweifel zieht. Selbst wenn die Experimente Torniers²⁾, der durch Einschneiden in die Extremitätenanlagen von Amphibienlarven künstlich Hyperdactylie erzeugen konnte, auf die Embryogenese des Menschen übertragen werden dürfen, so bleiben doch noch eigentümliche Differenzen in der Entwicklung der überzähligen Finger ungeklärt. Es bleibt eine auffallende Erscheinung, dass im Skelet der überzähligen Finger die Endphalangen stets viel besser entwickelt sind als die weiter proximalwärts gelegenen Fingerknochen (Fig. 6. u. 8). Die gute Ausbildung der terminalen Fingerteile wird schon äusserlich an dem immer gut entwickelten Fingernagel offenbar,

¹⁾ Levin, Anatomische Untersuchungen eines Kindes mit Polydactylie. Inaug.-Dissert. Berlin 1895.

²⁾ Tournier, Über Hyperdactylie, Regeneration und Vererbung mit Experimenten. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. 3 und 4. 1896.

sie kommt aber noch besser an den Röntgenbildern der überzähligen Finger zur Geltung. Im Gegensatz zum Nagelglied, dessen Konturen sich nicht von der Form einer normalen Endphalange unterscheiden, ist die Grundphalange meist eine Knochenanlage, deren elliptischen Umrisse nichts mit einem ausgebildeten Fingerglied gemein haben. Dieses eigentümliche Verhalten muss durch seinen Widerspruch gegenüber der sonst der Embryogenese eigentümlichen proximo-distalen Wachstumsrichtung überraschen. Es würde uns verständlicher dünken, dass eine durch das Amnion an der Peripherie der Extremitätenanlage gesetzte Störung in erster Linie diejenigen Anlagen schädigt, die am meisten peripherisch angeordnet sind.

Das gleiche gilt für jede ectogene, mechanische Erklärung der Extremitäten-Missbildungen. Congenitale Narben an der Oberfläche der Extremitäten sind nicht ohne weiteres ein Zeichen der Raumbeschränkung im Sinne der Stoffel-Stempelschen¹⁾ Ausführungen, seitdem wir trophoneurotische Störungen nach Art eines Herpes an der Haut von Neugeborenen kennen gelernt haben (Menge). Wenn Stoffel und Stempel hervorheben, dass die Raumbeschränkung durch Druck auf die prominenten Teile der Extremität die Missbildungen bedingt, so besteht ein eigentümlicher Gegensatz zwischen diesen Ausführungen und den Beobachtungen, dass gerade die prominenten Teile am wenigsten benachteiligt sind, die Hauptstörung aber weiter proximalwärts gelegen ist. Das gilt besonders für die Fälle mit Radiusdefekt, bei denen entsprechend der weiter unten gegebenen Beschreibung die prominenten Abschnitte der Ulnarseite ohne jeden Defekt sind, während die durch die radialwärts gerichtete Abknickung der Hand auffallend gut vor äusseren Insulten geschützte Radiusseite hochgradig gestört ist.

¹⁾ Stoffel und Stempel, Über die Klumphand. Zeitschr. f. orthopäd. Chirurgie. Bd. 23.

Es sind auch sonst an den hyperdactylen Extremitäten die in der Ontogenese später entwickelten Abschnitte weniger in ihrer Ausbildung gestört. Die Entwicklungsstörung der Streckmuskeln an der Hand, die in der Embryogenese viel früher differenziert werden, ist weit häufiger als eine Schädigung der Beugemuskeln. Die Schädigung der ontogenetisch älteren Anlagen lässt auf einen in der frühesten Entwicklungszeit ausgeübten Einfluss schliessen. Wenn dieser die Folge einer äusseren Einwirkung gewesen ist, so müssten sich gerade an der Peripherie der Extremitätenanlage die schwersten Veränderungen bemerkbar machen und es dürfen nicht die proximalen Skeletteile schlechter entwickelt sein.

Das Verhalten der Muskulatur in den missgebildeten Extremitäten steht häufig nicht im Einklang mit der Theorie der ectogenen Ursache der Extremitäten-Missbildungen. Diese Beobachtung wird auch an Extremitäten gemacht, bei denen eine Reduktion von Fingerstrahlen Platz gegriffen hat.

5. Doppelseitige Hypodactylie.

Von dem ausgetragenen Kind fand sich in der Kieler Sammlung nur die obere Körperhälfte vor. An dem hydrocephalischen Kopf besteht ein doppelseitiger Wolfsrachen und ein Symblepharon beider Augen.

Die oberen Extremitäten sind gut geformt, ihre Beweglichkeit ist unbeschränkt. Durch das Fehlen eines Fingers erhält die Hand eine eigentümlich flache Gestalt (Fig. 10). Die Kontur des Unterarmes geht am Kleinfinger- und am Daumenballen in gerader Linie in die der Hand über, es fehlt anscheinend der Daumen, der aus dem Niveau der Radialseite hervorspringen müsste.

Im Röntgenbild (Fig. 11) besitzt das Metacarpalskelet vier Knochen entsprechend der Vierzahl der Finger; jeder der vier

Finger ist aus drei Phalangen zusammengesetzt. Es fehlt demnach der Daumen. Der Defekt des Daumens ist angesichts der guten Entwicklung des Radius besonders auffallend.

Die langen Beugemuskeln des Unterarmes sind in typischer Weise ausgebildet und angeordnet. Der M. flexor

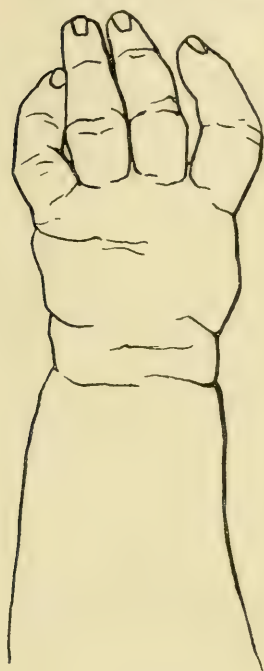


Fig. 10.
Congenitaler Defekt
des Daumens.

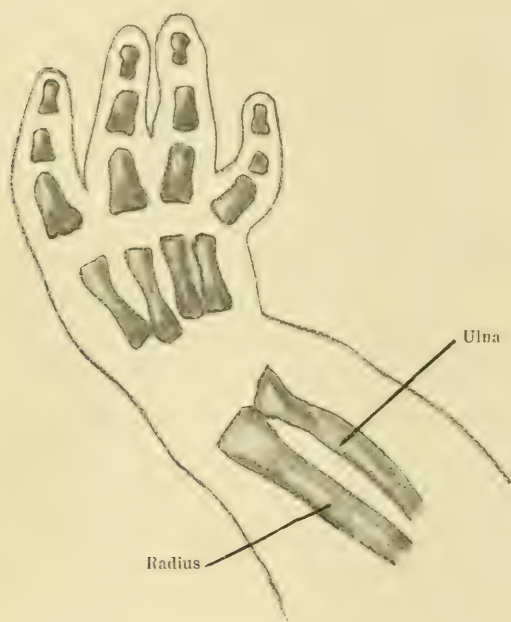


Fig. 11.
Hypodactyle Hand. Daumendefekt. Radiogramm.

carpi ulnaris ist besonders breit und kräftig. Eine oberflächliche Flexorenmuskulatur ist deutlich isoliert von einem tiefen Fingerbeuger. Ihre Endsehnen vereinigen sich im Bereich des Lig. carpi volare zu einer gemeinsamen Beugesehne für jeden Finger, die in der bekannten Weise den Mm. lumbricales den Ursprung gestatten. Der M. lumbricalis I ist nicht nachzuweisen.

Ebenso fehlt der M. flexor pollicis longus.

Dagegen ist der Defekt des ersten Fingers ohne Einfluss auf die Daumenballenmuskulatur geblieben. Das Convolut der kurzen Muskeln bekleidet die Aussenseite des am meisten radialwärts gelegenen Metacarpus. Auch wird der *M. adductor pollicis* durch ein queres Muskelbündel repräsentiert. Er ist kürzer als sonst, weil er bis zu seinem Metacarpalknochen nur einen kurzen Weg zurückzulegen hat.

Der *Extensor digg. commun.* liefert allen vier Fingern die Strecksehnen. Die des 1. Fingers wird verstärkt durch den *M. extensor indicis proprius*. Es muss deshalb der 1. Finger dem normalen Zeigefinger entsprechen, der nur durch den Ausfall des Daumens an die erste Stelle gerückt ist.

Der *M. extensor pollicis brevis* ist sehr dünn; er verschwindet im volaren Teil der Daumenballenmuskulatur.

Ein *M. abductor poll. longus* ist nicht vorhanden.

Dagegen sind die beiden *Mm. carpi radiales* normal gestaltet. Es endigt der *Extensor brevis* am Metacarpus II, während der *Extensor longus* am Metacarpus I ansetzt.

Nerven: Medianus und Ulnaris teilen sich zu gleichen Teilen in die vier Finger. Die benachbarten Flächen des 2. und 3. Fingers versorgt ein aus der Anastomose beider Nerven gelieferter Stamm.

Das Eigentümliche dieser Beobachtung ist, dass das Fehlen des Daumens mit einer so unbedeutenden Änderung der Handoberfläche verbunden ist. Es pflegt der Daumendefekt sonst immer mit einem totalen oder partiellen Padiusdefekt kombiniert zu sein, der die rechtwinklige, radiale Abknickung der Hand gegen den Unterarm bedingt.

Dass tatsächlich der Daumen fehlt, beweist neben der Dreizahl der Phalangen am 1. Finger das Verhalten der Muskulatur. Der *M. extensor indicis proprius* endigt am 1. Finger,

und die für den Zeigefinger bestimmten langen Unterarmmuskeln stehen mit dem ersten der vier Finger in Verbindung.

Trotzdem der Radius in ganzer Ausdehnung vorhanden ist, sind die langen Muskeln der Radialseite, die für den Daumen bestimmt sind, nur unvollständig zur Entwicklung gelangt.

Was ist die Ursache dieser Aplasie? Wenn die Entwicklungsstörung an der Peripherie eingesetzt hat, so ist nicht zu verstehen, dass auch die für den fehlenden Daumen bestimmten Muskeln des Unterarmes in ihrer Entwicklung beeinflusst wurden. Der kongenitale Defekt eines Fingers ist nicht etwa an sich mit einem Defekt der langen Unterarmmuskeln verbunden. Trotzdem in jener an erster Stelle beschriebenen hyperdactylen Missbildung der Daumen fehlte, sind die langen Daumenmuskeln am Unterarm gut ausgebildet. Wenn an dieser hypodactylen Hand die lange Daumenmuskulatur nicht zur Anlage gelangt ist, so muss eine Störung der primären Anlage die Ursache des Muskeldefektes sein. Die Ursache kann nicht an der Peripherie zu suchen sein, denn diese Lokalisation vermag die proximale Muskelaplasie nicht zu erklären.

Wenn wir für diese verschiedenartigen Extremitätenmissbildungen Ursachen suchen, die mit einer Beeinflussung von aussen nichts zu tun haben, so wird leider der Teratologie wieder der feste Boden entzogen, auf den sie durch die Theorie des ectogenen, mechanischen Ursprungs gestellt war. Statt dessen sind wir allein auf das dunkle Gebiet der endogenen Ursachen angewiesen.

Auch andere Missbildungen an den Extremitäten können nur unter diesem endogenen Gesichtswinkel ihre Erklärung finden.

6. Hand mit abduziertem 5. Finger.

Männliches ausgetragenes Kind ohne Missbildungen. Nur der 5. Finger jeder Hand ist stark abduziert (Fig. 13), ohne

dass an den äusseren Konturen der Hand, oder an dem Röntgenbild (Fig. 12) des Handskeletes Abnormitäten nachweisbar sind. Durch die eigentliche Stellung des 5. Fingers wird das optische Phänomen einer scheinbaren Verlängerung gegenüber den übrigen Fingern hervorgerufen. Der Finger ist allerdings länger als gewöhnlich, er übertrifft aber den benachbarten 4. Finger an Grösse nicht.



Fig. 12.

R. Hand mit abduziertem 5. Finger. Radiogramm.

Die Muskulatur des linken Unterarmes und der linken Hand entspricht in Entwicklung und Verlauf der normalen Anordnung. Nur fehlt eine tiefe Beugersehne für den 5. Finger, es liefert ausschliesslich eine oberflächliche dünne Sehne, die am Unterarm dem Flexor sublimis der übrigen Finger eng angelagert ist, dem „kleinen“ Finger lange Beugemuskulatur. Der Flexor brevis des 5. Fingers ist statt dessen auffallend gut entwickelt.

Der 5. Finger jeder Hand besitzt eine Zweizahl von langen Extensorensehnen. Sowohl der Extensor digg. communis wie

ein Extensor digiti V. proprius senden eine Sehne an den 5. Finger.

Höchst eigentümlich ist die Flexorenmuskulatur für

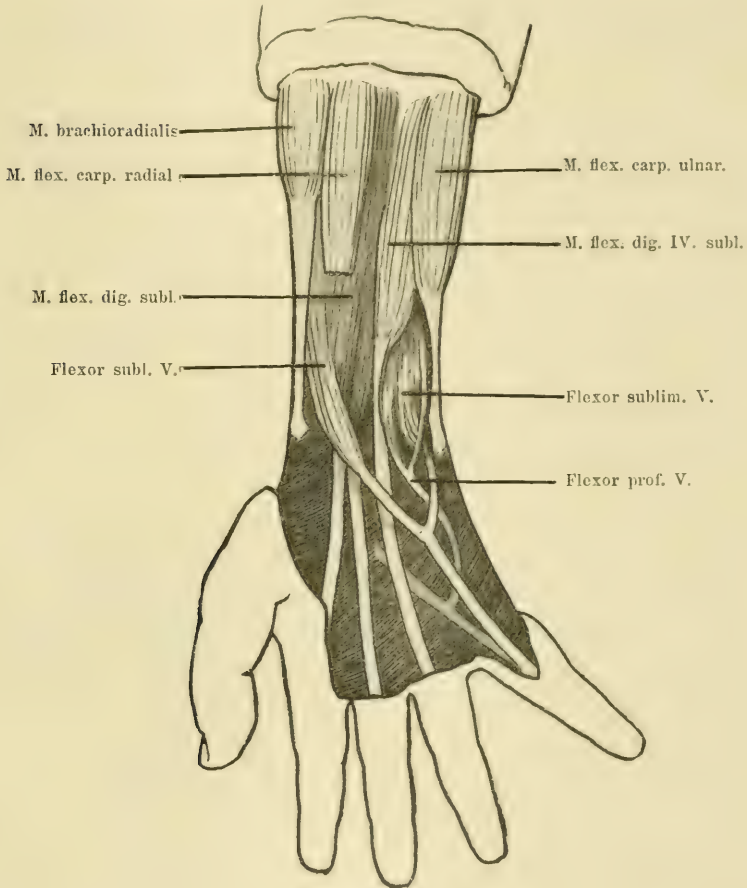


Fig. 13.

5. Finger abduziert. Volarseite.

den 5. Finger der rechten Hand entwickelt. Ein Teil des Flexor sublimis V. kommt von der radialen Seite des Unterarmes und durchkreuzt (Fig. 13) die ganze Beugeseite der distalen Extremitätenhälfte. Dieser gut isolierte Muskelbauch

ist der am weitesten radialwärts gelegene Abschnitt des Flexor digg. sublimis, seine Fasern laufen dem oberflächlichen Fingerbeuger parallel unter dem Flexor carpi radialis longus. Seine Endsehne kreuzt die Beugemuskeln der Finger und vereinigt sich dicht oberhalb des Handgelenkes mit einer anderen Muskelsehne, die von einem Muskelkomplex aus dem am weitesten ulnar gelegenen Abschnitt der Fingerbeuger geliefert wird.

Diese Muskelgruppe liegt unter dem relativ oberflächlich einherziehenden und von den übrigen Beugern gut getrennten Flexor sublimis IV., sie grenzt radialwärts an den Flexor sublim. dig. II. und scheidet ihn von dem Flexor carpi ulnaris. Es lassen sich aus diesem Komplex drei Muskelbäuche isolieren, zwei dünne seitliche Muskelchen flankieren einen kräftigeren medianen Muskel, dessen Endsehne mit dem radialen Kopf des Flexor sublimis V. zu einer gemeinsamen oberflächlichen Beugesehne konfluiert. Da der radiale Kopf des Flexor sublimis V. über den Flexor sublimis IV. hinüberzieht, der ulnare Muskelbauch des Flexor sublim. V. aber unter bzw. hinter dem 4. Fingerbeuger gelegen ist, wird eine Schlinge für den Flexor sublimis IV. gebildet. Diese eigentümliche Schleifenbildung ist vielleicht die Ursache für die oberflächliche Lage und für den isolierten Verlauf des Flexor sublimis IV.

Durch eine ähnliche Schlinge zieht der ulnare Muskelbauch des oberflächlichen Beugers für den 5. Finger (Fig. 13). Die beiden diesen flankierenden Muskelindividuen gehen in den Flexor profundus dig. V. über und liegen so neben ihm, dass der ulnare Abschnitt des tiefen Beugers den Flexor sublimis kreuzt, bevor er sich mit seinem radialwärts und etwas tiefer gelegenen Schwestermuskel vereinigt. Über ihre gemeinsame Sehne zieht dann die ulnare Hälfte des Flexor sublim. V. hinweg.

Diese aus den beiden tiefen Flexorenmuskeln des 5. Fingers entstandene Sehne ist ebenso wie die schmalen Muskelbäuche

selbst, recht winzig. Sie tritt völlig in den Hintergrund gegenüber der kräftigen Sehne, die ein Flexor profundus dig. V. aus der langen, tiefen Beugemuskulatur des Unterarmes erhält. Beide verschmelzen erst im Bereich des Metacarpalskeletes zu einer gemeinsamen tiefen Beugesehne des 5. Fingers (Fig. 13).

Es ist eine bemerkenswerte Erscheinung, dass eine unauffällige Varietät in der äusseren Gestalt der Hand mit Muskelanomalien von überraschender Kompliziertheit kombiniert ist. Der Flexor sublimis IV. liegt oberflächlicher als sonst, weil er durch einen radialen und einen ulnaren Kopf des Flexor sublimis V. in die Schere gespannt ist. Der Flexor profundus V. erhält eine Verstärkung durch Muskeln, die in engem Zusammenhang mit dem ulnaren Abschnitt des Flexor sublimis V. stehen. Auch zwischen diesen wird eine Schleife für den medial gelegenen Muskel geschaffen.

Diese Muskelkreuzungen erinnern in gewisser Weise an die Verlaufsrichtung der langen Daumenextensoren. Ebenso wie durch den schrägen Verlauf der Daumenstrecker von der Ulna zum 1. Finger eine Abduktionsstellung des 1. Fingers bedingt wird, scheint auch die Zugrichtung der Kleinfingerbeuger einen Zusammenhang mit der Abduktion des Kleinfingers zu beweisen. Jedoch bleibt es ungeklärt, ob die Anomalie des Knochensystems oder die Störungen in der Muskelanlage die primäre Ursache abgegeben haben. Allerdings muss die Entwicklungsstörung des Skeletsystems die ontogenetisch frühere sein. Sie könnte auch in diesem Falle ontogenetisch begründet sein, da in dem Anfang des Embryonallebens der 5. Finger des Fötus durch die Articulation seiner Metacarpalanlage mit dem Os triquetrum eine Abduktionsstellung besitzen muss, die erst nach seiner sekundären Verbindung mit dem Hamatum und der distalen Carpalreihe aufgegeben wird. Obwohl

einer Entwicklungsstörung die Abduktion des 5. Fingers seine Entstehung verdanken könnte, so spricht doch gegen diese Annahme die Lage des Metacarpus V. Denn dieser Knochen liegt in seiner typischen Anordnung im Metacarpalskelet ohne jede Abduktionshaltung gegenüber den anderen Metacarpal-



Fig. 14.

Lebender Säugling mit abduziertem Kleinfinger und überzähligen Finger an der Daumenseite. Radiogramm.

knochen. Es wäre aber unverständlich, dass der Metacarpalknochen die ontogenetische Wanderung vollendet hätte, ohne seine zugehörigen Phalangen mitgenommen zu haben.

Die Abduktionsstellung des Kleinfingers ist stets bedingt durch die Abstreckung der Grundphalange. Wir beobachteten die

gleiche Eigentümlichkeit am Handskelet eines lebenden Säuglings, der ausser der Abstreckung des 5. Fingers noch einen überzähligen Finger an der Daumenseite besass (Fig. 14).

Auch die Muskelanomalien können nicht die Ursache der eigentümlichen Handmissbildung sein. Ihre genetische Unabhängigkeit wird durch nichts exakter illustriert als durch den Hinweis auf die linke Hand des gleichen Kindes, das zwar die gleiche Missbildung des 5. Fingers besitzt, ohne dass aber gleichzeitig Muskelanomalien vorhanden sind.

Weder Onto- noch Phylogenese der Muskeln der oberen Extremität gestatten einen Vergleich mit jener eigentümlich gekreuzten Muskulatur des kleinen Fingers. Man beobachtet sonst nie, dass ein Kopf des oberflächlichen Beugemuskels für den letzten Finger an der Radialseite der Unterarmmuskulatur entspringt, während ein anderer Flexor sublimis in enger Verbindung mit einem accessorischen tiefen Beuger von der Ulnarseite entspringt (Fig. 13). Dadurch, dass der accessorische Kopf des Flexor dig. V. profundus zweigeteilt ist, wird eine gewisse Symmetrie in der Muskulatur des kleinen Fingers bedingt. Sowohl der oberflächliche wie der tiefe Flexor strahlen aus doppelten Anlagen zu gemeinsamen Sehnen zusammen.

Diese atypische Muskulatur des 5. Fingers stempelt den abduzierten Kleinfinger zu einer echten Missbildung. Diese Deutung gewinnt auch an Berechtigung durch Fig. 14 eines lebenden Kindes, bei dem die eigentümliche Stellung des 5. Fingers mit einer überzähligen radialen Fingeranlage kombiniert ist.

Ich bin auch in diesem Falle der Überzeugung, dass die Muskelanomalie so wenig an der Peripherie der Extremitätenanlage liegt, dass ihre Abhängigkeit von einer von aussen einwirkenden Ursache nicht verständlich ist. Nur uns unbekannte Entwicklungsstörungen der Extremitätenanlage, die in einer

Schädigung ihres inneren Ablaufes beruhen, können diese Anomalie hervorgerufen haben. —

Für eine sehr häufige Extremitätenmissbildung, den congenitalen Radiusdefekt, hat jüngst Slingenberg den ectogenen Ursprung verneint. Da seine Schlüsse sich nur auf die Untersuchung des Skeletsystems stützen, haben wir gleichzeitig die Muskulatur zu prüfen versucht.

7. Doppelseitiger Radiusdaumendefekt.

Männlicher Fötus von 38 cm Länge, der neben der Missbildung der beiden oberen Extremitäten einen doppelseitigen Wolfsrachen besitzt.

Die Arme werden in jener für den Radiusdefekt charakteristischen Stellung gehalten; eine relativ grosse Hand sitzt in adduzierter Haltung einem ausserordentlich kurzen Unterarm auf. Jede Hand besitzt nur vier Finger, es fehlt der Daumen.

Das Röntgenbild (Fig. 15) illustriert den Defekt des Daumens mitsamt dem ganzen Radius.

Die Präparation der Muskeln wird erschwert durch die schlechte Differenzierung der Muskulatur des noch wenig gut ausgebildeten Fötus. Die Muskelanlagen des Oberarmes unterscheiden sich nicht von der normalen Muskelanordnung. Erst mit dem Übergang auf den Unterarm werden Differenzen deutlich. Die gesamte Radiusmuskulatur des Unterarmes, die am Radius zu entspringen pflegt und an ihm entlang zur Hand herabzieht, ist zusammengeschrumpft auf einen Muskelkomplex von rhombischer Gestalt, der das obere Drittel des Unterarmes einnimmt (Fig. 16).

Diese Radiusmuskulatur, wie wir sie kurz nennen, wird nach oben begrenzt von dem distalen Ende des M. biceps, dessen Endsehnen zum Teil an der Unterarmfascie ansetzen, zum Teil aber unmittelbar in die Radiusmuskulatur übergehen. Dorsal

und lateral trennt eine scharfe Grenze dieses Muskelblastem vom *M. extensor digg. commun.*, während medialwärts die oberflächlichen Fingerbeuger und der *N. ulnaris* seine Begrenzung übernehmen (Fig. 17). Der obere Winkel dieses Muskelkomplexes liegt am Oberarm zwischen den *Nn. ulnaris* und *medianus*.

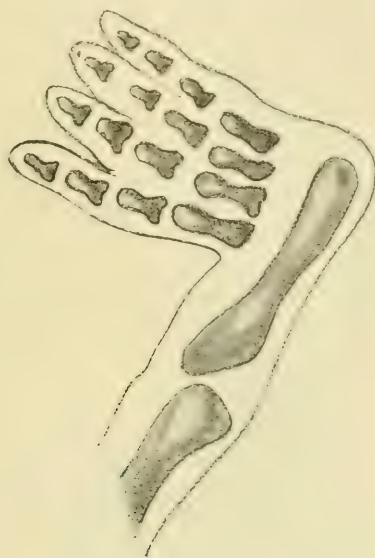


Fig. 15.

Radius-Daumendefekt; rechte Hand. Radiogramm.

Da diese Radiusmuskulatur distalwärts keine Sehnen ausschickt, ist die ganze radiale Kante des Vorderarmes leer. Undifferenziertes Bindegewebe füllt eine dreiseitige tiefe Grube zwischen der Extensoren- und Flexorenmuskulatur aus. In der Tiefe dieser Einsenkung werden die Rückflächen der Beugemuskeln des Unterarmes sichtbar, zwischen denen der *N. medianus* herabzieht.

Die Streckmuskeln sind sehr leicht zu deuten (Fig. 16). Ein *M. extensor carpi ulnaris* zieht im geraden Verlauf an der

Ulnarseite des Unterarmes entlang und setzt mit breiter Endsehne am distalen Ende der Ulna an, das den entferntesten Teil des Armskelettes darstellt. Auf ihn folgt ein Extensor digg.

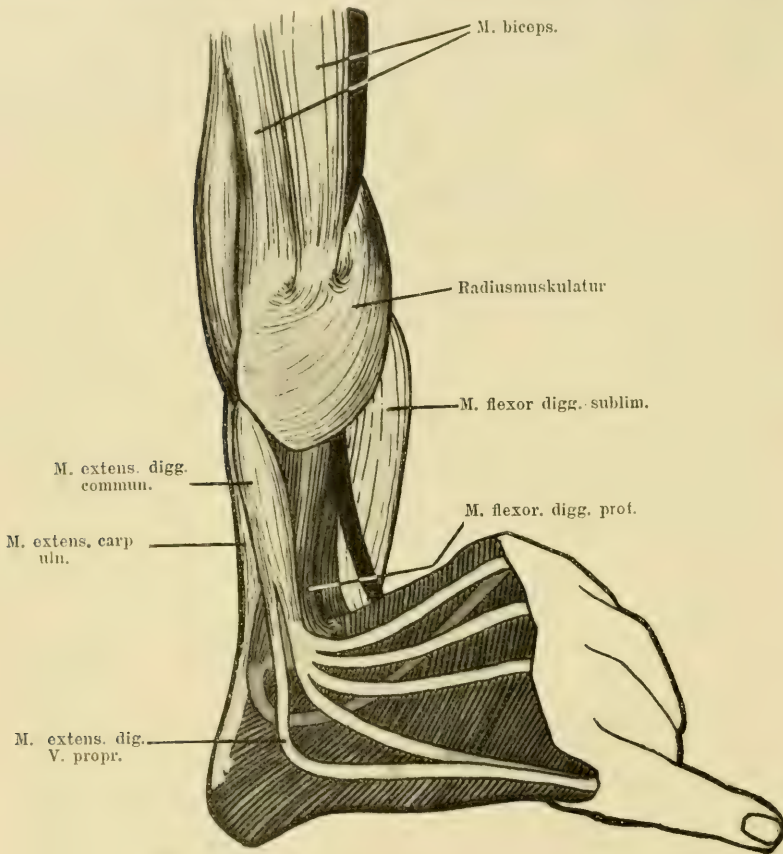


Fig. 16.

Kongenitaler Radius-Daumendefekt. Extensorenseite.

communis, der schon hoch oben völlig geschieden ist von einem langen Streckmuskel des kleinen Fingers. Der Extensor communis geht in Endsehnen für sämtliche vier Finger über, auch der kleine Finger erhält von ihm eine zweite Strecksehne. Die

eigentümliche Adduktionshaltung der Hand hat eine starke Abbeugung der Strecksehnen zur Folge, sie bilden einen rechten Winkel gegen ihren Muskelbauch. Die Teilung in ihre Endsehnen erfolgt an ihrer Umbiegungsstelle unter dem Ligamentum carpi dorsale.

Unter dieser oberflächlichen Extensorenmuskulatur am Unterarm wird eine zweite kurze und dicke Muskelschicht gefunden, deren am weitesten ulnarwärts gelegener Abschnitt als *M. extensor indicis proprius* zum 1. Finger zieht.

Der *Extensor indicis proprius* hängt innig zusammen mit einem Muskelkonvolut, das als seine radiale Fortsetzung bis an die tiefe Grube heranzieht, die durch den Defekt der Radiusmuskulatur geschaffen wird. In diesem Muskelblastem, das im Bereich der proximalen Carpalseite an der radialen Fläche des Handskelets endigt, sind die Anlagen der Daumenstrecker (*Mm. extensor pollicis longus und brevis, M. abductor poll. longus*) zu suchen.

Auch die Beugemuskeln (Fig. 17) des Unterarmes bezw. der Hand haben durch die Abbiegung der Hand an der Verlaufsänderung teilgenommen. Ihre Verschiebungen kommen aber erst am Unterarm zum Ausdruck. So liegt der *M. flexor carpi ulnaris* nicht an der ulnaren Kante des Unterarmes, sondern er ist mehr radialwärts verschoben.

Der *M. ulnaris* trennt von ihm den *M. flexor digg. sublimis*., der für sämtliche vier Finger dünne rechtwinklig gegen den Muskelbauch abgebogene Sehnen aussendet. Durch die Verschiebung sämtlicher Muskeln läuft dieser *Flexor sublimis* fast an der radialen Kante des Unterarmes herab und bildet hier den Oberflächenkontur. Durch den Defekt der Radiusmuskulatur liegt seine Rückfläche frei und kann von der Extensorenseite aus übersehen werden.

Diese beiden Beugemuskeln — *Flexor carpi ulnaris* und *Flexor digg. sublimis* — repräsentieren die gesamte oberflächliche Unterarmmuskulatur.

Ulnarwärts und unter diesen Muskeln sind die tiefen Beuger gelegen. Die Zeichnung (Fig. 17) veranschaulicht den eigentümlichen queren Verlauf der tiefen Muskulatur, von der

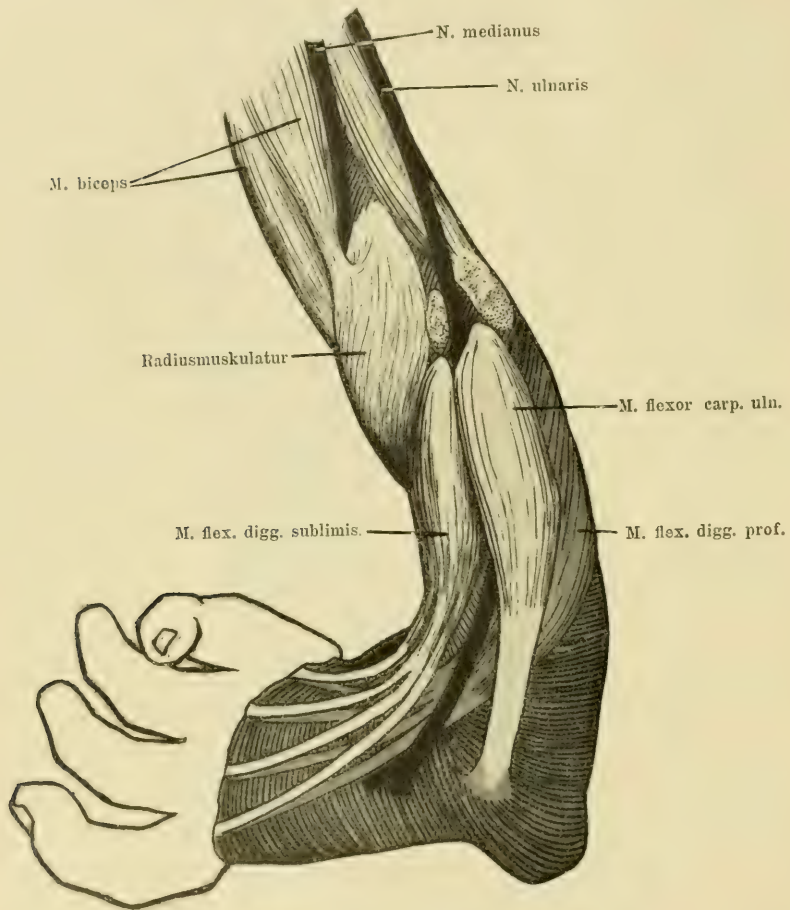


Fig. 17.

Kongenitaler Radius — Daumendefekt. Volarseite.

je eine Sehne zu jedem der vier Finger geht. Ebenso wie der oberflächliche lange Fingerbeuger ist auch der tiefe Flexor von der Extensorenseite aus gut sichtbar. Die Endsehne des tiefen

Beugers ist auffallend kurz und derb. Ihre Kürze ist zweifellos bedingt durch die Annäherung des Ursprunges an den Insertionspunkt, eine Folge der radialen Abknickung der Hand.

Die Verschiebung der Muskelindividuen ist die Ursache, dass die grossen Nerven fast im ganzen Bereiche des Unterarmes frei einherziehen. Der N. ulnaris ist nur auf einer kurzen Strecke durch den proximalen muskulösen Teil des M. flexor carpi ulnaris bedeckt, während den N. medianus ausschliesslich im proximalen Teil des Unterarmes das undifferenzierte Blastem der Radiusmuskulatur verhüllt. Weiter distalwärts entbehrt der Medianus jeder verhüllenden Schicht und schliesst sich eng dem M. flexor digg. sublimis an.

Der Defekt im Bereiche des Radius-Daumenstrahles hat neben dem Skelet die gesamte zugehörige Muskulatur betroffen. Zwar ist die Muskelanlage in ihrer primitiven Anlage noch nachweisbar, aber sie ist als undifferenzierte Masse auf die Nachbarschaft des Ellenbogengelenkes beschränkt. Es hat die Wachstumshemmung vermutlich die Muskulatur im ersten Stadium der Differenzierung betroffen und eine weitere Ausbildung verhindert. Es besitzt dieser Befund eine gewisse Analogie mit den Bildern des partiellen Radiusdefektes (Loebell)¹⁾, bei denen auch nur die rudimentäre Anlage des Radius in Gestalt einer undifferenzierten proximalen Anlage am Ellenbogen sichtbar ist. Dort ist ein Knochenrudiment der Rest einer behinderten Anlage, hier in unserem Falle ist die Radiusmuskulatur auf ihrem primitiven Niveau stehen geblieben.

Trotzdem der Radius im Röntgenbild keine Spur hinterlässt, ist seine Muskulatur doch noch angelegt. Nach den sehr exakten Untersuchungen von Stoffel und Stempel fehlen bei totalem Radiusdefekt immer alle Daumen-Radiusmuskeln. Das differente Verhalten der Knochen- und Muskelanlagen bleibt unverständlich, wenn die Ursache des Defektes die Folge einer

¹⁾ Loebell, Über kongenitalen Radiusdefekt. Inaug.-Diss. Giessen 1906.

äusseren Einwirkung sein soll. Denn die Störung von aussen müsste neben der Knochenanlage auch das Muskelblastem völlig vernichtet haben. Diese Widersprüche in der Entwicklung der Muskulatur- und Skeletanlagen lassen sich nimmermehr mit der Theorie der exogenen Ursache des kongenitalen Radiusdefektes in Einklang bringen.

Der Unterschied in der Ausbildung von Muskulatur und Knochensystem ist noch mehr ausgeprägt bei einem anderen Kinde mit linksseitigem totalen Radius-Daumendefekt. Durch Verschiebungen der in die Faust geschlagenen vier Finger ist das typische Bild der adduzierten Hand gestört worden. Die Anlage und die Form der distalen Extremitätenabschnitte wird erst durch das Röntgenbild völlig geklärt, das den Defekt des Radius und Daumens erkennen lässt.

Trotzdem die Skeletanlagen entsprechend dem durch den Radiusdefekt bedingten Ausfall vollständig vorhanden sind, fehlen alle Muskelanlagen am Unterarm und an der Hand. Nur sehnige Bänder überbrücken die prominenten Gelenkflächen der Knochen. Die letzten Ausläufer der dünnen Oberarmmuskulatur endigen an der sehnigen Gelenkkapsel des Ellenbogens.

Diese Muskelaplasie am Vorderarm und an der Hand ist sicherlich die Ursache für die eigenartigen Verkrümmungen des Extremitätenskeletes. Es hat den Knochenanlagen der wachstumsregulatorische Einfluss der Muskulatur gefehlt, deshalb sind die extremen Verkrümmungen entstanden.

Die Adduktionsstellung der Hand bei dem kongenitalen Radius-Daumendefekt ist nicht abhängig von dem Zug, den die übrigen Muskeln auf die durch den Defekt geschwächte Hand ausüben (Slingenberg). Denn trotzdem in diesem Falle die gesamte Unterarm- und Handmuskulatur fehlt, zeigt die Hand ihre charakteristische Adduktionshaltung.

Die Aplasie der gesamten Unterarm- und Handmuskulatur gehört nicht zu dem Bilde des kongenitalen Radiusdefektes.

Wenn die Ursache der Störung von Skelet und Muskulatur identisch ist, das wäre bei einer amniogenen Schädigung der Fall, so kann der Defekt des Radiusstrahles nur mit einer Agenesie der Radiusmuskeln kombiniert sein. Eine atypische Störung der Muskel- und Knochenentwicklung ist unmöglich auf eine gemeinsame Einwirkung von aussen zurückzuführen. Eine Hemmung, deren Ursache zwar unbekannt aber sicherlich im Entwicklungsgang der Extremitätenanlage begründet ist, hat die normale Entwicklung gestört. Nicht exogene Einflüsse des Amnions, sondern „die endogene Störung des Keimplasmas“ (Slingenberg) haben die Extremitäten-Missbildung zur Folge gehabt.

Auch für die Enddefekte der Extremitäten, die mit dem Namen „amniotische Abschnürungen“ bereits die exogene Ursache und Erklärung involvieren, sind endogene Einflüsse nicht völlig unmöglich. Man wird nämlich bei der Muskelpräparation dieser Extremitätenstummel auch Defekte von Muskeln beobachten, die centralwärts von der Amputationsstelle gelegen sind. So fehlte bei einer Spontanamputation in der Mitte des rechten Oberarmes der ganze M. pectoralis major, und die Mm. deltoides und pectoralis major waren nur dünne, atrophische Muskelanlagen. Es ist schwer zu erklären, dass eine periphere Abschnürung der Extremität centrale Muskeldefekte hervorgerufen haben kann. Ich möchte auch für solche Fälle die Entstehung des Extremitätendefektes auf eine endogene Entwicklungsstörung des Extremitätenblastems zurückführen. Vielleicht tritt in der Genese der Enddefekte die endogene Ursache gegenüber der exogenen durch das Amnion in den Hintergrund.

Wenn wir die Ursachen der Extremitäten-Missbildungen in endogenen noch ungeklärten Variationen des Keimplasmas sehen, so wird durch diese Voraussetzung auch die Kombination der Extremitätenstörungen

mit Missbildungen an anderen Organen des gleichen Individuums verständlich. Wenn auch ein Teil dieser Entwicklungsstörungen von den Anhängern der exogenen Theorie auf Schädigungen von seiten des Amnions zurückgeführt werden könnte, so bleiben doch noch Beobachtungen übrig, für die eine solche Deutung keine Berechtigung hat. Wir dürfen uns nicht von der mechanisch überaus verständlichen amniogenetischen Theorie der Missbildungen so beeinflussen lassen, dass wir für die Entstehung aller Missbildungen ausschliesslich ihre Ursache in Anspruch nehmen. Für eine grosse Reihe der angeborenen Extremitäten-Missbildungen werden wir der „inneren Gründe“ als Ausdruck einer uns unbekannten primären Keimesvariation nicht entraten können (Schwalbe)¹⁾.

Es gilt immer noch der treffende Ausspruch Klaussners²⁾, „dass für den teratologischen Forscher zurzeit die Aufgabe dahin gestellt ist, . . . zunächst bescheidenlich Stein für Stein zu einem künftigen sicheren Baue zusammenzutragen. Erst dann, wenn durch weitere Studien auf entwicklungsgeschichtlichem Gebiet ein fester Boden gewonnen wurde, ist die Möglichkeit eines richtigen Erkennens der Entstehung auf Grund des bis dahin angesammelten Materials von Einzelbeobachtungen gegeben.“ Dass für diesen Zweck das Studium der Extremitäten-Missbildungen eine Fundgrube interessanter Beobachtungen darstellt — eine bereits von Strassmann³⁾ vertretene Ansicht —, soll unser Beitrag lehren.

¹⁾ E. Schwalbe, Morphologie der Missbildungen. 1906.

²⁾ Klaussner, Über Missbildungen der menschlichen Gliedmassen und ihre Entstehungsweise. Wiesbaden 1900.

³⁾ Strassmann in v. Winckels Handbuch der Geburtshilfe 1905.

AUS DEM HISTOLOGISCHEN LABORATORIUM ZU HELSINGFORS (PROF. RUD. KOLSTER).

ÜBER DIE ANORDNUNG
DER
FIBRILLENBÜNDEL IN DEN QUERGESTREIFTEN
MUSKELN EINIGER FISCHE.

VON
T. A. LANSIMAKI,
HELSINGFORS.

Mit 17 Textfiguren und 12 Figuren auf Tafel 5.

Die quergestreiften Muskeln verschiedener Tiere sind zahlreichen Untersuchungen unterworfen worden, aus welchen ein verhältnismässig vollständiges Bild ihres Baues erworben worden ist, so dass eigentlich nur noch Details ihrer Aufklärung harren. Zu diesen gehört die Anordnung im Querschnitt der Fibrillenbündel, wie auch deren wechselnde Form, über welche bei Wirbeltieren bisher im Verhältnis zu den Insekten — das Lieblingsobjekt der Muskelforscher — nur wenig bekannt ist. Auf Anregung von Herrn Prof. Rud. Kolster habe ich daher eine diesbezügliche Untersuchung an einer Reihe von Fischen vorgenommen, über deren Resultate ich im folgenden berichten will.

Den eigentlichen Untersuchungsergebnissen halte ich es für geeignet, eine kurze Zusammenfassung des von diesem Gebiete Bekannten vor auszusenden.

In seiner 1857 erschienenen Histologie erwähnt Leydig schon Beobachtungen an Fischmuskeln. Der damaligen Technik entsprechend hat er wohl kaum die heute als Fibrillenbündel bezeichneten Gebilde gesehen, auf Querschnittsbilder geht er auch nicht ein, bemerkt jedoch, dass sich Unterschiede zwischen den Muskelfasern nachweisen lassen.

In den Muskeln von Hippocampus bemerkte Ranvier¹⁾ eine eigenartige Anordnung der Fibrillen, ohne jedoch

¹⁾ Ranvier, Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire. 1888.

derselben weitere Aufmerksamkeit zu schenken. Wie weiter unten hervorgehoben wird, wurden diese erst genauer von Rollet untersucht.

Eine grössere Anzahl Fischarten scheint Emery¹⁾ ins Bereich seiner Untersuchungen gezogen zu haben. Er berichtet, dass man in den Querschnitten von Fischmuskelfasern lamellenartige Platten antreffen kann, die vom Centrum der Fasern radiär auf die Peripherie zulaufen. Seiner Meinung nach entsprächen diese Primitivfibrillen von Bandform, welche sich stets in angegebener Weise angeordnet fänden (Taf. 5, Fig. 1). Am schönsten solle dieses bei Teleostiern hervortreten; man könne aber Ähnliches ebenfalls bei Acanthias beobachten, obgleich nicht so regelmässig wie bei Knochenfischen.

Rollet²⁾ setzte die Untersuchungen Ranviers über die Muskelfasern von Hippocampus fort. Er beachtete dabei hauptsächlich die Flossenmuskeln desselben. Seine Aufmerksamkeit wurde zunächst von der reichlichen Sarcoplasmamasse gefesselt, von welcher die Muskelfibrillen umgeben waren, aber bei genauerer Untersuchung derselben merkte er, dass die Fibrillenbündel auf dem Querschnitte zu eigenartigen Cohnheim'schen Feldern geordnet wären (Taf. 5, Fig. 1). Bald wären diese C-, bald E-, bald wieder O-förmig. Die Fibrillenbündel selber waren meistens abgeflacht. So beschaffen wären indessen nur die Flossenmuskeln.

In den Rumpfmuskeln entdeckte Rollet nichts Besonderes, was von den Muskeln der Säugetiere verschieden gewesen wäre, während die erstgenannten wieder in mancher Beziehung vielen Insektenmuskeln ähnlich waren (Taf. 5, Fig. 2).

Die umfassendste Untersuchungsreihe über Muskeln der

¹⁾ Emery, Sur la structure des fibres musculaires striées de quelques vertébrés. (Arch. italiennes de Biologie. t. II 1882.)

²⁾ Rollet, Über die Flossenmuskeln des Seepferdes. (Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXXIII. 1888.)

Fische hat v. Gehuchten¹⁾ veröffentlicht. Er gibt 9 verschiedene Fischarten als von ihm untersucht an, nämlich: *Cyprinus*, *Tinca*, *Esox*, *Anguilla*, *Leuciscus*, *Syngnathus*, *Trachinus*, *Raja* und *Petromyzon*.

Ebenso wie Emery schon früher, beobachtete auch v. Gehuchten lamellenartige „Fibrillen“. Sie werden aber nicht mehr als Fibrillen, sondern als Fibrillenbündel bezeichnet. Von Emerys Angaben weichen aber die seinigen darin ab, dass er keineswegs bei allen Fischarten eine regelmässig radiäre Anordnung dieser Lamellen an Querschnitten fand. Im Gegenteil sagt er, dass wenigstens ebenso oft anders beschaffene Formen zur Beobachtung kämen, bei welchen die Fibrillenbündel nicht so regelmässig angeordnet oder auch abgeflacht wären.

Die von v. Gehuchten untersuchten Muskeln werden auf zwei Hauptgruppen verteilt. Zur ersten Gruppe werden solche Muskelfasern geführt, welche aus polygonalen oder cylindrischen Fibrillenbündeln zusammengesetzt sind (Taf. 5, Fig. 3, 4 u. 5). Die Muskelfasern dieser Fische weichen also nicht von der gewöhnlichen Form ab. Zur zweiten Gruppe rechnet v. Gehuchten diejenigen Muskelfasern, welche nur im axialen Teile cylindrische Fibrillenbündel zeigen, welcher von einem peripheren aus rechteckigen, abgeflachten Fibrillenbündeln zusammengesetzten Teile umgeben ist (Taf. 5, Fig. 6 und 9). Diesen Bau zeigen die Fasern von *Cyprinus*, *Tinca*, *Esox* und *Leuciscus*. Weiter trifft man aber auch kompliziertere Formen an, in welchen nichts mehr an die polygonalen eigentlichen Cohnheimschen Felder erinnert. In der Mitte findet sich eine sternförmige Sarcoplasmaanhäufung, von der die einzelnen Fibrillenbündel nach der Peripherie zu verschieden weit ausstrahlen, zuweilen dabei das Sarcolemma

¹⁾ v. Gehuchten, *La cellule musculaire striée chez les vertébrés. La Cellule t. 4 f. 2. 1888.*)

erreichend (Taf. 5, Fig. 8). Schliesslich kommen noch Formen vor, wie sie Fig. 7, Taf. 5, zeigt und welche mit denjenigen von Insekten bekannten Formen grosse Übereinstimmung zeigen (Taf. 5, Fig. 10).

Koelliker¹⁾ spricht auch von *Cyprinus* und bestätigt, dass der Bau der Muskelfasern so wäre, wie ihn v. Gehuchten in der eben zitierten Arbeit beschreibt. Jedoch sei ihm kein ganz so blätteriger Bau der Fibrillenbündel zu Gesicht gekommen. In seiner Gewebelehre bildet Koelliker auch einige Querschnitte ab (Taf. 5, Fig. 11 u. 12), von welchen Fig. 11 der v. Gehuchten's Arbeit entnommenen Fig. 6 sehr ähnlich ist. Am deutlichsten hat Koelliker solche Fibrillenbündel beim Neunauge beobachtet. Weiter spricht er sich über dieses nicht aus und gibt auch keine Abbildung von Muskelfasern desselben.

Retzius²⁾ hat Muskeln von *Myxine* und *Raja* bearbeitet und dabei die Beobachtung gemacht, dass die Fibrillenbündel durch reichlich vorhandenes Sarcoplasma deutlich voneinander geschieden sind. Diese Fibrillenbündel sind bald ganz cylindrisch, bald wieder ein wenig abgeflacht. Seiner Arbeit ist eine Abbildung beigelegt, welche sehr viel Übereinstimmung mit dem ersten Typus v. Gehuchten's zeigt.

Für die hier kurz berührten Arbeiten ist die Goldchloridfärbung verwandt worden.

Aus der oben gegebenen Zusammenstellung von in der Literatur niedergelegten Untersuchungsergebnissen über den feineren Bau der Muskelfaser bei Fischen geht hervor, dass diesem Gegenstand bisher nur geringe Aufmerksamkeit gewidmet worden ist. Die meisten oben erwähnten Autoren haben diesen Stoff nur mehr nebenbei und im Vorübergehen bei ihren

¹⁾ Koelliker, Zur Kenntniss der quergestr. Muskelfaser. (Zeitschrift f. wiss. Zoolog. Bd. 47. 1888.)

Koelliker, Handbuch für Gewebelehre der Menschen. 1889.

²⁾ Retzius, Biologische Untersuchungen. 1890.

anderen Muskeluntersuchungen behandelt. v. Gehuchten allein hat den Fischarten grössere Aufmerksamkeit geschenkt und den Versuch gemacht, die gefundenen Verschiedenheiten zu ordnen. Aber auch seine Untersuchungen erschöpfen das Thema keineswegs.

Mit drei Ausnahmen sind meine vorliegenden Untersuchungen an finnischen Fischarten vorgenommen. Die drei fremden Arten *Fierasfer acus*, *Hippocampus brevis-rostris* und *Siphonostoma Rondeletti* erhielt ich von Herrn Prof. Rud. Kolster, welcher dieselben vor einigen Jahren in Neapel mit Formalinlösung fixiert hatte.

Zuerst wurden Muskelstücke verschiedenen Stellen entnommen, um zu sehen, ob alle Muskeln desselben Tieres einander ähnlich wären oder nicht. Bei vielen Fischarten kamen dabei wenigstens zwei verschiedene Muskelfasertypen zur Beobachtung, nämlich Rumpf- und Flossenmuskeln. Bei anderen war der Unterschied nicht voll so stark ausgeprägt, dass man von zwei verschiedenen Typen sprechen möchte. Immerhin lässt sich ein wenigstens geringer Unterschied zwischen diesen Muskeln als allgemeine Regel hinstellen. Zwischenformen zwischen diesen beiden Typen kamen stets reichlich vor. Neben den *Mm. lateralis* und den *Mm. proprii pinnae dorsalis* wurde stets zum Vergleich auch vom Halse die *Portio anterior inferior* des *M. lateralis* genommen, welche den *M. sternohyoideus* repräsentiert¹⁾ und habe ich späterhin hauptsächlich diese drei Muskeln berücksichtigt, auf welche sich die folgende Schilderung bezieht.

Das Material stammt von frisch getöteten und abgehäuteten Fischen her und wurde in Form von 2—3 mm dicken und je nachdem verschieden langen, parallel zu den Muskelfasern geschnittenen Stückchen zerlegt, welche mit Sublimat-Eisessig

¹⁾ Blanchard, Les poissons des eaux douces de la France. Anatomie. 1866.

fixiert wurden. Die Flossen wurden ganz fixiert. Nach üblicher Nachbehandlung wurden diese so vorbereiteten Muskeln noch in kleinere Stücke geschnitten und darauf nach der Eter-Paraffinmethode eingebettet. Die Schnitte wurden $2\ \mu$ dick genommen und wurden meistens Serien davon angefertigt.

Zum Färben wurden *Heidenhains* Methoden genommen. Von diesen erwiesen sich besonders zweckentsprechend das Vanadium-Hämatoxylin und das Eisenhämatoxylin. Ersteres hat leider den Nachteil, dass der richtige Reifungsgrad ausprobiert werden muss und dass nach Erreichung desselben die Lösung ihr färberisches Vermögen höchstens 48 Stunden bewahrt. Im Gegensatz zu der weit bequemeren und infolgedessen auch hauptsächlich verwandten Eisenhämatoxylinmethode erhält man aber nicht nur die Fibrillenbündel, sondern auch das Sarkoplasma, das Sarcolemma und das intermuskuläre Bindegewebe in Kontrastfärbung.

Zur Wiedergabe der Präparate war anfangs die Mikrophotographie in Aussicht genommen, welche auch gute Bilder ergab. Nur trat hierbei eine Erscheinung störend auf, welche mich bewog, die Abbildungen als Textfiguren nach Zeichnungen mit dem *Edingerschen* Zeichen-Projektionsapparat anzufertigen. Wo nämlich in den Präparaten grosse Unterschiede in der Dicke der Fibrillenbündel vorkamen, entfärbten sich die feineren oft so weit ehe die gröberen genügend scharf herausdifferenziert waren, dass die Photographien ungenau wurden. Durch Wiedergabe verschieden weit differenzierter Präparate hätte sich dieser Nachteil aufheben lassen können, da sich aber im ganzen nur wenig gegenüber Zeichnungen gewinnen liess, sah ich lieber von einer solchen unnötigen Belastung der Arbeit ab.

Die von mir untersuchten Fischarten sind:

A. Teleostier.

I. Acanthopteri.

Perca fluviatilis,

Acerina cernua,

Lucioperca sandra,
Cottus quadricornis.

II. *Anacanthini*.

Gadus morrhua,
Lota vulgaris,
Pleuronectes flesus,
Fierasfer acus.

III. *Physostomi*.

Leuciscus rutilus,
Leuciscus idus,
Abramis brama,
Osmerus eperlanus,
Coregonus lavaretus,
Clupea harengus,
Clupea membras,
Esox lucius,
Anguilla vulgaris.

IV. *Lophobranchii*.

Siphonostoma Rondeletti,
Hippocampus brevirostris.

B. *Cyclostomi*.

Petromyzon fluviatilis.

Da die Form und Anordnung der Fibrillenbündel in den Muskelfasern den speziellen Gegenstand der unternommenen Arbeit ausmachte, sind hauptsächlich Querschnitte untersucht worden. Nur bei *Petromyzon* wurden auch Längsschnitte in grösseren Mengen mit herangezogen, weil diese Muskeln sich in hohem Grade von allen anderen Fischarten, wie auch überhaupt mir bekannt gewordenen Muskeln unterscheiden. Infolgedessen sollen auch die Muskelfasern dieses Fisches für sich gesondert behandelt werden.

Um eine klare Übersicht über die verschiedenen beobachteten Formen geben zu können, bin ich dem Vorgehen

v. Gehuch tens gefolgt und habe diese in mehrere Gruppen geteilt, wobei ich mich ebenfalls an das Vorhandensein von cylindrischen¹⁾ oder abgeflachten Fibrillenbündeln gehalten habe. Dabei sind aber nicht nur zwei, sondern drei Hauptgruppen mit Unterabteilungen nötig geworden, um alle Formen unterbringen zu können. Aber es ist gleich vorweg hervorzuheben, dass trotz dieser Schematisierung des Beobachteten kein einziger Fisch gefunden war, bei welchem eine einzige Kategorie allein auftrat. Im Gegenteil liessen sich bei sehr vielen Fischarten Muskelfaserformen aller drei Hauptgruppen beobachten, oft sogar dicht nebeneinander. Dessenungeachtet wird man dazu geführt, den verschiedenen Typen eine gewisse verschiedene Dignität zuzuschreiben und nicht eine regellose Gleichwertigkeit, weil eine der Unterabteilungen nur in Flossmuskeln angetroffen wurde, ohne jedoch ohne Ausnahme bei allen untersuchten Fischarten vorhanden zu sein.

Die verschiedenen Hauptgruppen mit ihren Unterabteilungen bieten folgende Merkmale dar:

I. Erste Hauptgruppe. Alle Fibrillenbündel sind bandförmig und liegen

1. radiär geordnet vom Centrum bis an die Peripherie,
2. radiär an der Peripherie, im centralen Teil der Faser unregelmässig.

II. Zweite Hauptgruppe. Alle Fibrillenbündel sind cylindrisch, dabei

1. die peripheren etwas gröber als die centralen,
2. alle gleich stark,
3. zu concentrischen Kreisen geordnet — oder
4. parallele Reihen bildend.

¹⁾ Dieser Ausdruck ist eigentlich ungenau, da die wenigsten hierher gerechneten Fibrillenbündel genau cylindrisch sind, sondern prismatisch. Da der Ausdruck aber schon früher gebraucht worden ist, wurde er beibehalten.

III. Dritte Hauptgruppe. Die Fibrillenbündel sind teils bandförmig, teils cylindrisch.

1. bandförmig und radiär gerichtet in einem peripher liegenden Kreise, cylindrisch im centralen Teil,
2. bandförmig und radiär gestellt in mehreren peripheren Kreisen, cylindrisch im centralen Teil,
3. bandförmig und radiär gerichtet in einem oder mehreren peripheren Kreisen, im centralen Teil regellos bandförmige und cylindrische nebeneinander.

Um Wiederholungen zu vermeiden, werden die untersuchten Fischarten nicht jede für sich behandelt werden, da beinahe alle etwas gemeinsam haben. Anstatt dessen werden nur die verschiedenen Gruppen mit ihren Unterabteilungen näher behandelt und dabei die Fischarten erwähnt, bei welchen sich die betreffenden Formen antreffen liessen.

Erste Hauptgruppe.

Die Fig. 1 zeigt die typische Form des Querschnittbildes einer Muskelfaser der ersten Unterabteilung. Wir sehen, dass das Sarcoplasma hier zwei rapheähnliche, weisse Streifen bildet, die vom Centrum des Faserquerschnittes gegen die Peripherie ziehen und dass die Fibrillenbündel sich zu beiden Seiten desselben in gegen die Peripherie laufende Strahlen geordnet haben. Bald erreicht ein einziges breites Fibrillenbündel die Peripherie der Faser, bald folgen sich mehrere, zusammen einen Strahl bildend. Die weisse Figur in der Mitte der Faser kann sehr verschiedenartig gestaltet sein und ist gar nicht selten regelmässig sternförmig, in welchem Falle das Gesamtbild sehr stark an die Fig. 46 v. Gehuchters erinnert. Die Breite der einzelnen Fibrillenbündel kann innerhalb weiter Grenzen wechseln, hierbei eine deutliche Abhängigkeit von der

Grösse der Muskelfaser aufweisend. Fig. 1 ist dem Rumpfmuskel von *Abramis* entnommen, bei welchem Fische diese Faserform am typischsten und allgemeinsten, jedoch nur in den Rumpf- und Halsmuskeln, angetroffen wurde. Hier ist die Breite der bandförmigen Fibrillenbündel sehr bedeutend, nämlich 8—16 μ , welche Breite kaum in den anderen Gruppen zur Beobachtung kommt. Andere Fische, welche Muskelfasern aufwiesen, die derselben Kategorie angehören, waren *Perca*



Fig. 1.

Rumpfmuskel von *Abramis brama*. Vergr. ca. 800. E. H.

(R. m.)¹⁾, *Coregonus* (R. m.), *Osmerus* (Fl. m.) und *Clupea harengae* (H. m.). In Tabelle 2 finden sich die Maasse der Fibrillenbündel zusammengestellt und ist aus derselben diejenige der hierhergehörenden zu entnehmen.

Im ganzen ist dieser Typus ungewöhnlich und auch bei den Fischarten, wo er vorkommt, nur wenig repräsentiert, so dass man Emery nicht gern beistimmen kann, wenn er demselben ein allgemeines häufiges Vorhandensein zuerkennt. — Es mag noch darauf hingewiesen werden, dass dieser Typus

¹⁾ R. m. = Rumpfmuskel, Fl. m. = Flossenmuskel, H. m. = Halsmuskel.

am meisten an die Muskeln einiger Insekten erinnert (vergl. Textfig. 2 u. Fig. 10, Taf. 5).

Die zweite Upterart derselben Hauptgruppe ist noch seltener. Sie ist nur ganz vereinzelt zwischen anderen Muskelfasern anzutreffen, wo sie überhaupt vorkommt.

Wie Fig. 2 zeigt, sind die peripher liegenden Fibrillenbündel radiär angeordnet. Die Mitte ist in unregelmässige Felder geteilt, welche parallel liegende Fibrillenbündel zeigen.



Fig. 2.

Rumpfmuskel von *Abramis brama*. Vergr. 1000 V. H.

Dadurch bildet das Sarcoplasma eine eigenartig netzförmige Figur und ähnelt der Muskelfaserbau stark demjenigen einiger Insekten, wie v. Gehuchten auch schon bemerkt hat.

Bei den von mir untersuchten Fischarten kam dieser Muskelbau bei folgenden Arten zur Beobachtung: *Abramis* (R. m.), *Leuciscus idus* (H. m.) und *Clupea* (R. m. u. Fl. m.).

Wie Tabelle 2 zeigt, ist die Breite der Fibrillenbündel bei dieser Art Muskelfaser ziemlich gross. Meistens sind die Muskelfasern dieser Unterart auf allen Seiten von anders gebauten umgeben, welche einer ganz anderen Kategorie zuzurechnen sind. So gehören z. B. die meisten Muskelfasern bei *Abramis* zur III.

Zweite Hauptgruppe.

Die Gruppe weist nach dem vorliegenden Untersuchungsmaterial die meisten Unterarten auf, von welchen einige einen sehr auffallenden Bau zeigen.

Die erste Abart dieser Gruppe zeigt Fig. 3. Diese braucht kaum eine weitere Erklärung. Der ganze Querschnitt der Muskelfaser enthält cylindrische Fibrillenbündel, von welchen die peripheren nicht nur grösser als die centralen sind, sondern auch dadurch noch mehr auffallen, weil sie das Eisenhämatoxylin



Fig. 3.

Rumpfmuskel von *Lota vulgaris*.
Vergr. 350. E. H.

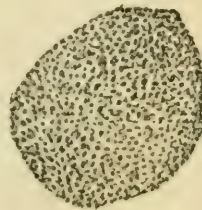


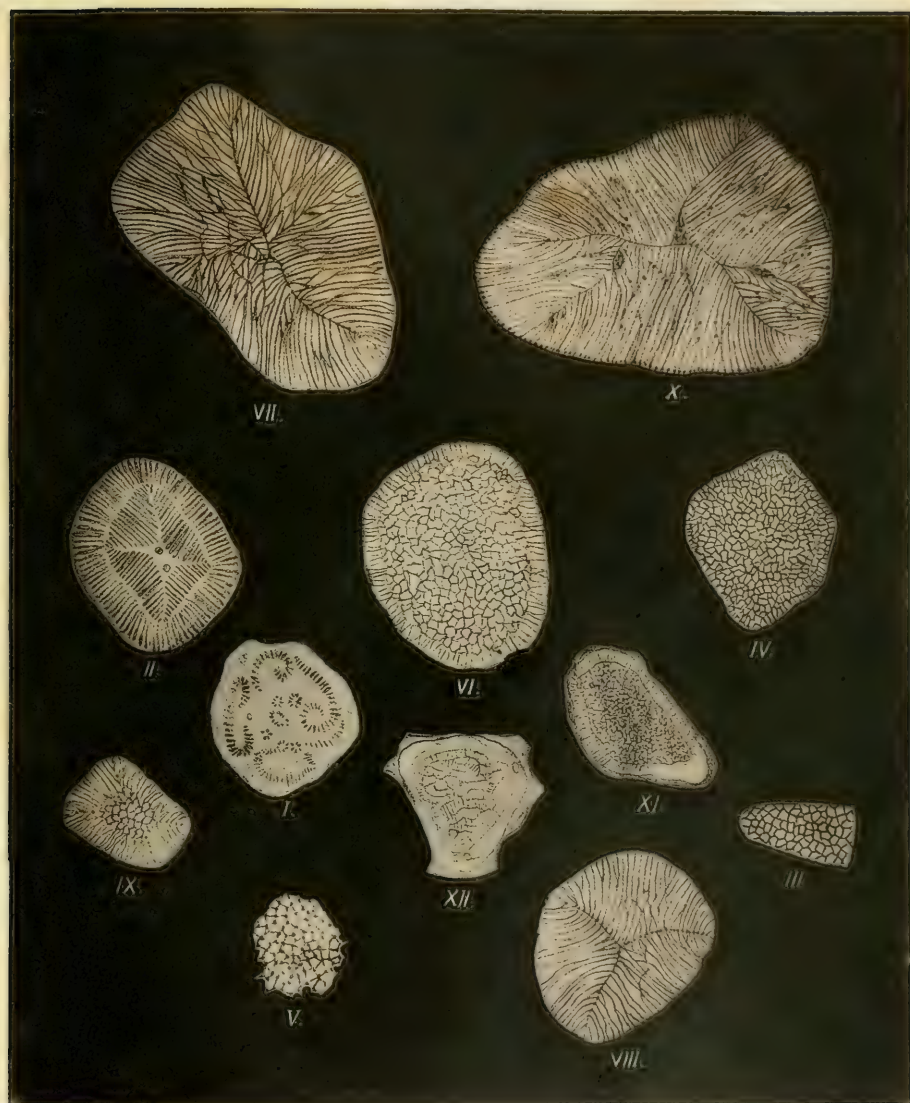
Fig. 4.

Halsmuskel von *Pleuronectes flesus*. Vergr. 700. E. H.

viel stärker festhalten und dadurch an ausdifferenzierten Präparaten stets dunkler als die inneren ausfallen.

Die Dicke der cylindrischen Fibrillenbündel ist gewöhnlich sehr klein, die centralen messen $2\ \mu$ oder weniger, die randständigen sind jedoch wenigstens teilweise gröber und messen bei der von *Lota* abgebildeten Faser sogar das Doppelte oder $4\ \mu$.

Hierher gehörende Muskelfasern sind bei folgenden Fischen gefunden worden: *Cottus* (H. m.), *Gadus* (H. m. u. Fl. m.), *Lota* (H. m., R. m. u. Fl. m.), *Pleuronectes* (H. m. u. Fl. m.), *Coregonus* (H. m. u. Fl. m.), *Clupea harengae* und *membras* (H. m.), *Esox* (H. m. u. Fl. m.), *Perca* (Fl. m.) und *Osmerus* (Fl. m.). *Lota* ist die einzige Art, welche



Verlag von **J. F. Bergmann**, Wiesbaden.

Crayondruck von J. B. Obernetter, München.

auch Rumpfmuskeln dieser Form besass, wenigstens so weit das von mir untersuchte Material zeigte.

Bei der zweiten Unterart ist das Bild, welches die Querschnitte der Muskelfasern zeigen, noch einfacher.

Hier sind alle Fibrillenbündel von gleicher Grösse, zeigen eine gleiche Affinität für den Eisenlack und sind über den Querschnitt gleichmässig verteilt. Eine besonders auffallende periphere Reihe lässt sich nicht abgrenzen.

Hierher gehören nur Hals- und Flossenmuskeln. In Rumpfmuskelpräparaten ist diese Faserform nicht beobachtet worden.



Fig. 5.

Flossenmuskel von *Gadus morrhua*. Vergr. 700. E. H.

Sie wurde gefunden bei *Pleuronectes* (H. m. u. Fl. m.), *Clupea harengus* (H. m.), *Lota* (Fl. m.), *Osmerus* (Fl. m.) und *Petromyzon* (Fl. m.).

Die Anordnung der Fibrillenbündel in der dritten Unterabteilung ist sehr auffallend und ist ausschliesslich in Flossenmuskeln angetroffen worden.

Wie aus Fig. 5 ersichtlich, treten hier concentrische Kreise auf den Faserquerschnitten auf, welche in der Weise von den Fibrillenbündeln gebildet werden, dass stärkere und feinere Bündel abwechselnd in Kreisform gelagert sind. Bisweilen fehlen die Kreise, welche aus den feineren Bündeln gebildet

werden, so dass die gröberen Kreise nur durch reichliches Sarcoplasma voneinander getrennt sind. Die Anzahl Kreise in einer Muskelfaser ist nicht konstant, sondern kann innerhalb weiterer Grenzen wechseln; bald gibt es deren nur 2, bald 6—7. Axial treffen sich bald schwächere, bald stärkere Bündel an. An den Ecken der Faserquerschnitte sind die Kreise nicht mehr vollständig (Fig. 5 a), sondern treten aus Raummangel nur Bogen auf.

In einzelnen Fällen kommt es überhaupt nicht zur vollständigen Ausbildung von Kreisen (Fig. 5 b). Anstatt deren kommen nur konzentrisch gelagerte Bogen zur Beobachtung.

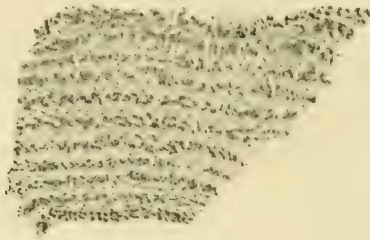


Fig. 6.

Rumpfmuskel von *Hippocampus brevirostris*. Vergr. 700. E. H.

Zu dieser Abart gehörende Muskelfasern finden sich am ausgesprochensten bei *Esox* (Fl. m.) und *Gadus* (Fl. m.). Aber auch an den Flossenmuskeln von *Perca*, *Lota* und *Osmerus* lassen sich derartige auffinden, wenngleich weit seltener und nicht vollständig typisch.

Die vierte Unterabteilung steht der eben erwähnten Form der dritten Unterart nahe, wo es nur zur Ausbildung von konzentrischen Teilstücken von Kreisen kam.

Wie aus Fig. 6 ersichtlich, besteht der Unterschied nur darin, dass anstatt konzentrischer Kreisteilstücke von den Fibrillenbündeln beinahe gradlinig von der einen Seite der Muskelfaser zur anderen verlaufende parallele Streifen gebildet

werden. Auch hier sind diese abwechselnd aus stärkeren und feineren cylindrischen Fibrillenbündeln zusammengesetzt.

Diese Form von Muskelfasern wurde allein in den Rumpfmuskeln von *Hippocampus* und *Fierasfer* angetroffen. Besonders bei *Hippocampus* ist sie so allgemein vorherrschend, dass man sich darüber wundern muss, bei *Rollet* die Angabe zu finden, dass in den Rumpfmuskeln von *Hippocampus* nichts von dem Gewöhnlichen Abweichendes anzutreffen sei. Und doch ist sie an guten Präparaten so typisch und auffallend.

Eine Andeutung ähnlicher Struktur im axialen Teil der Muskelfaser zeigt *Acerina* (Fig. 11), obwohl die Faser als Ganzes zur dritten Hauptgruppe gehört.

Dritte Hauptgruppe.

Diese Hauptgruppe ist die bei den untersuchten Fischen am allgemeinsten vertretene und wohl besonders typische. Dieses ist auch wohl natürlich, da sie eine Zwischenstufe zwischen der ersten und zweiten darstellt, indem in den einzelnen Muskelfasern sowohl bandförmig abgeflachte, als auch cylindrische Fibrillenbündel zusammen vorkommen.

Da dieser Gruppe die Mehrzahl der untersuchten Fasern angehört, wie Tabelle I zeigt, und die Anordnung der Fibrillenbündel in den ersten zwei Unterabteilungen durch die Regelmässigkeit hervortritt, mit welcher die Fibrillenbündel verschiedener Form auf dem Querschnitt verteilt sind, möchte ich den Ausdruck Zwischenstufe insofern modifizieren, als ich geneigt wäre, hier die eigentliche Hauptform der Muskelfasern zu sehen, von welcher die beiden ersten Hauptgruppen durch das überragende alleinige Ausbilden entweder bandförmiger oder cylindrischer Fibrillenbündel abgeleitet wären. Ein direkter Beweis für diese Annahme kann allerdings nicht beigebracht

werden. Das für die vorliegende Arbeit verfügbare Material war für das Herantreten an eine solche Fragestellung nicht genügend und lag letztere auch abseits von der eigentlich mir vorgelegten Frage.

Wie Fig. 7 zeigt, ist die Form der zur ersten Unterabteilung dieser Gruppe gehörenden Muskelfaserquerschnitte sehr typisch. An der Peripherie der Faser findet sich ein sehr schön in Erscheinung tretender Kreis von radiär gestellten Querschnitten bandförmig abgeflachter Fibrillenbündel. Die Breite desselben kann sehr stark wechseln, von 16 μ bis zu beinahe cylindrischen

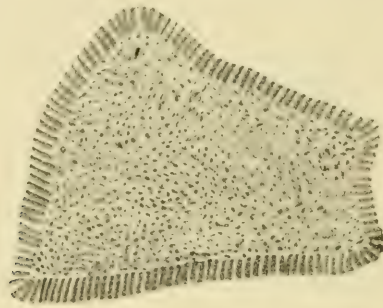


Fig. 7.

Halsmuskel von *Perca fluviatilis*. Vergr. 360. E. H.

Bündeln, wodurch im letzteren Falle eine grosse Ähnlichkeit mit den zu II,1 gehörenden erreicht wird.

In Fig. 8 ist eine hierher gehörende Faser mit sehr breiten, bandförmigen Fibrillenbündeln abgebildet.

Die Muskelfasern dieser Unterabteilung sind so allgemein anzutreffen, dass von einer Aufzählung der sie besitzenden Fischarten abgesehen werden kann und anstatt dessen auf Tabelle 1 verwiesen wird, in welcher die reichlich verzeichnete III,1 deutlich genug spricht.

Die Anordnung des axial liegenden cylindrischen Fibrillenbündels ist ohne jede besonders hervorzuhebende Eigenschaft, indem sie einfach nebeneinander liegen.

Sehr nahe der ersten Unterabteilung dieser Hauptgruppe steht die zweite, welche sich dadurch kennzeichnet, dass zwei oder mehr randständige Reihen radiär gestellter bandförmiger Fibrillenbündel ausgebildet sind. Schon in Fig. 8 konnte man erkennen, dass hin und wieder anstatt eines einzigen breiten Fibrillenbandes mehrere schmalere aneinandergereiht vorkamen. Dieses war aber im ganzen doch noch ein seltenes Vorkommen.



Fig. 8.

Rumpfmuskel von *Leuciscus idus*. Vergr. 550. E. H.

In den Muskelfasern der zweiten Unterabteilung ist dieses dagegen die Regel, wie aus den Fig. 9 und 10 hervorgeht. Die mehr oder weniger ausgesprochen aneinandergereihten Fibrillenbündel bilden dabei vollständige Kreise, wie in Fig. 10 oder auch kann sich ein Teilstück eines Kreises zwischen zwei vollständigen einschieben wie in Fig. 9. Innerhalb dieser Kreise liegen cylindrische Fibrillenbündel.

Diese Unterart kommt sehr häufig neben der ersten dieser Hauptgruppe vor und wird deswegen in bezug auf ihr Auftreten bei den verschiedenen untersuchten Fischarten auf Tabelle 1 verwiesen.

Die zur dritten Unterabteilung zu führenden Muskelfasern zeichnen sich dadurch aus, dass sie ein ziemlich buntes Bild der central liegenden Fibrillenbündel darbieten.

Peripher weisen dieselben, wie aus Fig. 11 zu ersehen, radiär gestellte bandförmige Fibrillenbündel auf, welche an



Fig. 9.

Rumpfmuskel von *Acerina cernua*.
Vergr. 500. E. H.



Fig. 10.

Rumpfmuskel von *Cottus quadricornis*. Vergr. 700. E. H.



Fig. 11.

Rumpfmuskel von *Acerina cernua*.
Vergr. 400. E. H.

einigen Stellen einen einfachen Kreis bilden, während an anderen Stellen des Querschnittes ein oder auch mehr reihen-ähnlich gestellter bandförmiger Fibrillenbündel dem äusseren Kreise innen angelagert sind.

Im centralen Teil der Faser herrscht eine noch grössere Regellosigkeit. Dort können sich parallele Reihen bandförmiger

Fibrillenbündel verschiedener Ausdehnung von der einen Seite der Faser zur anderen erstrecken, zwischen welchen gleich gerichtete Reihen cylindrischer Fibrillenbündel gelagert sind (Fig. 11 b). In anderen Fällen halten kurze Reihen bandförmiger Fibrillen keine bestimmte Richtung inne, sondern würden dieselben sich verlängert kreuzen, während die zwischen denselben vorhandenen Lücken mit cylindrischen Fibrillenbündeln angefüllt sind.

Diese Abart ist aber nicht allzu häufig. Sie wurde bei folgenden Fischarten gefunden: *Acerina* (H.m. u. R.m.), *Lucioperca* (H.m. u. R.m.), *Cottus* (R.m.), *Abramis* (Fl.m.) und *Clupea haringea* (R.m.).

Ausserhalb dieser drei Hauptgruppen sollen die an den Muskeln von *Petromyzon* gemachten Beobachtungen noch gesondert behandelt werden, da sie eigentlich in keine der aufgestellten Gruppen sich zwanglos einfügen lassen.

An den ersten Schnitten der Muskeln dieses Tieres wurde sofort ein Bild beobachtet, wie es Fig. 12 darstellt.

Aus derselben ist ersichtlich, dass hier zwei ganz verschiedene Muskelfasern in abwechselnden Reihen vorhanden sind, von welchen die mit b bezeichneten bedeutend von allen früher beschriebenen abweichen. Halten wir uns an die Form der Fibrillenbündel allein, welche hier cylindrisch ist, so wären diese Muskelfasern der zweiten Hauptgruppe zuzuzählen.

Die mit a in Fig. 12 bezeichnete, in Fig. 13 bei stärkerer Vergrösserung wiedergegebene Art erinnert beim ersten Anblick am meisten an die zu II,2 geführten Fasern. Eine genauere Untersuchung ergibt aber, dass der periphere Kreis der Fibrillenbündel nicht aus grösseren als die axiale Masse zusammengefügt ist, sondern dass dieser Anschein darauf zurückzuführen ist, dass sie weiter voneinander entfernt liegen und dadurch deutlicher hervortreten. Im centralen Teil fallen ausserdem kleine, helle regelmässig verteilte Flecke auf, um welche sich

die cylindrischen Fibrillenbündel zu kleinen concentrischen Kreisen geordnet haben. Man wäre geneigt, das so entstandene Bild mit dem Lamellensystem rohrförmiger Knochen zu ver-

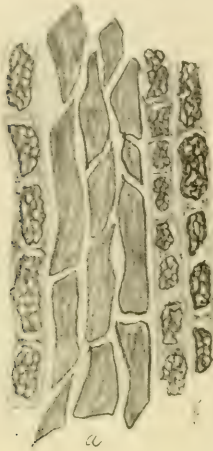


Fig. 12.

Rumpfmuskel von *Petromyzon fluviatilis*. Vergr. 200. E. H.

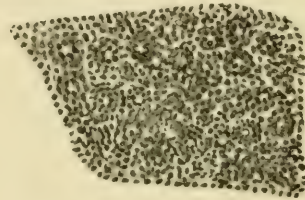


Fig. 13.

Fig. 12a bei stärkerer Vergrößerung 1000.

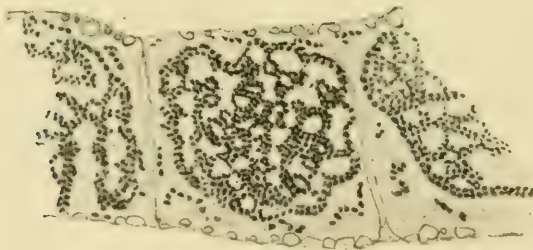


Fig. 14.

Fig. 12b bei stärkerer Vergrößerung 1000.

gleichen, wobei diese kleinen concentrischen Fibrillenbündelkreise den Haversschen Lamellen entsprechen würden.

Das Eigentümlichste in dem erhaltenen Präparate sind aber die grossmaschigen Figuren (Fig. 12b u. Fig. 14), welche bei-

nahe ebenso oft die Faserquerschnitte bilden, wie die eben erwähnten. Dadurch, dass die beiden Muskelfaserarten zu Gruppen von zwei oder drei Reihen geordnet vorkommen, welche abwechseln, entsteht durch ihr Auftreten, wie das Übersichtsbild (Fig. 12) zeigt, eine eigenartige Muskelform, in welcher kompakteres und lockeres Gewebe sich ziemlich regelmässig folgen.



Fig. 15.

Längsschnitt einer Faser a aus Fig. 12.
Vergr. 700. E. H.

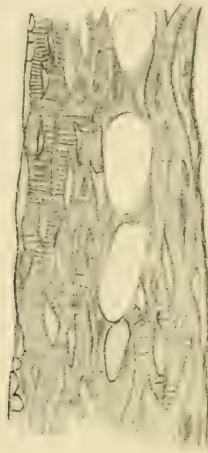


Fig. 16.

Längsschnitt einer Faser b aus
Fig. 12. Vergr. 700. E. H.

Um zu einer sicheren Auffassung der Natur der lockeren Lamellen zu gelangen, wurden Serien von Längsabschnitten zur Hilfe genommen.

Stücke von solchen sind in den Fig. 15 und 16 wiedergegeben. Fig. 15 stellt den Längsschnitt einer der Fasern aus den dichteren Lamellen des Muskels dar. Von dem gewöhnlichen Bilde einer quergestreiften Muskelfaser weicht dieselbe nur wenig ab, und zwar nur in der Weise, dass innerhalb derselben kleine, ovale längsverlaufende helle Lücken angetroffen werden. Es liegt nun auf der Hand, diese an den Längsschnitten getroffenen Lücken als den auf den Querschnitten von kon-

centrisch geordneten Fibrillenbündeln umgebenen hellen Flecken entsprechend aufzufassen.

Fig. 16 entspricht einer der lockeren Lamellen. Dass wir in diesen ebenfalls Muskelgewebe vor uns haben, geht sofort aus der deutlich ausgesprochenen Querstreifung hervor. Von den sonst bekannten Skeletmuskeln weichen diese Fasern aber bedeutend ab. Wie Fig. 16 zeigt, wird die Muskelfaser von einer Art Maschengewebe gebildet, wobei der helle Mascheninhalt den hellen zwischen den Fibrillenbündelquerschnitten liegenden Teilen der Fig. 14 entspricht. Die Fibrillenbündel selber bilden eine Art Netzwerk, wobei sich einzelne verzweigen. Dadurch wird eine äussere Ähnlichkeit mit dem Herzmuskelgewebe vorgetäuscht.

Vergleichen wir die dichteren Fasern mit den oben beschriebenen lockeren, so zeigt es sich, dass im Grunde der Bau der beiden ein gleichartiger ist. Den grossen Sarcoplasmanhäufungen der lockerer gebauten Fasern entsprechen ja sowohl auf Quer- wie Längsschnitten (Fig. 13 u. 15) die kleineren hier zu beobachtenden hellen Flecke, welche nur von grösseren und dichter stehenden Mengen Fibrillenbündel umgeben sind.

In seinem „Handbuch der Gewebelehre“ bildet Koeliker einen Schnitt durch einen jungen Muskel ab, welcher einigermassen vergleichbar wäre. Man könnte daher annehmen, dass wir hier auch junges Muskelgewebe vor uns hätten. Diese Annahme kann aber nicht gerne gemacht werden, da das untersuchte Material von einem recht grossen ausgewachsenen Tiere stammte.

Da aber Gelegenheit gegeben war, Material von ganz kleinen jungen *Petromyzonten* zu erhalten, wurden die Muskeln derselben ebenfalls vergleichsweise untersucht. Gegen Erwarten war das gesuchte lockere Muskelgewebe hier weit weniger deutlich als bei dem ausgewachsenen Exemplar.

In diesem Zusammenhang kann noch erwähnt werden, dass bei *Cottus* an aus der Seitenlinie entnommenen Rumpfmuskeln vereinzelt Muskelfasern aufgefunden wurden, deren Querschnittsbilder an diese lockeren Muskelfasern von *Petro-*

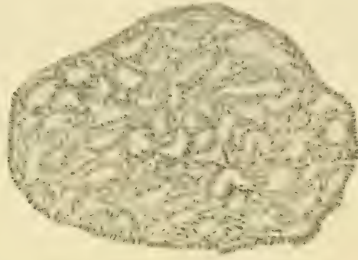


Fig. 17.

Rumpfmuskel von *Cottus quadricornis*. Vergr. 400. E. H.

myzon erinnerten (Fig. 17). Dieses aber bei einem jungen Tier.

Leider fehlte Zeit und Gelegenheit, der Frage nach der Dignität dieser Muskelfasern näher zu treten.

Übersicht über das Vorkommen der gefundenen Faserformen.

In Tabelle 1 ist eine Übersicht über das Vorkommen der beobachteten Faserformen gegeben, wobei die Hauptgruppen mit römischen, die Unterabteilungen derselben durch angefügte arabische Ziffern bezeichnet sind. Schon der erste Blick auf dieselbe zeigt, dass die dritte Hauptgruppe am häufigsten angetroffen wird, d. h. dass in den Muskelfasern der Fische das gemischte Auftreten bandförmig abgeflachter und cylindrischer Fibrillenbündel am öftesten vorkommt, und zwar in der Form eines peripheren Kreises radiär gestellter bandförmiger, innerhalb deren cylindrische Fibrillenbündel angehäuft sind,

Tabelle 1.

Fischart	Rumpfmuskeln	Flossenmuskeln	Halsmuskeln
Perca	III. 2 I. 1	III. 1 (II. 1. 3)	III. 1
Acerina	III. 3 III. 2	III. 1	III. 3 I. 2
Lucioperca	III. 2, 3	III. 1. 2	III. 2. 3 (I. 2)
Cottus	III. 1 III. 2 II. 1	III. 1	II. 1 III. 1
Gadus	III. 1	II. 1 II. 3	III. 1 II. 1
Lotia	II. 1	III. 1 II. 1. 2. 3	II. 1 III. 1
Pleuronectes	III. 1	II. 2 (I)	II. 2 (I)
Leuciscus r.	III. 1	III. 2	III. 1
Leuciscus id.	III. 1	III. 2	III. 1. 2. 1. 2
Abramis	I. 1. 2 III. 1	III. 3. 1	III. 1
Osmerus	III. 1	I. 1 II. 1. 2. 3	III. 2 (II. 3)
Coregonus	I. 1 III. 1	III. 1 II. 1	III. 1 II. 1
Clupea h.	III. 3	III. 1 (I. 2)	III. 1 II. 2. 1. 1
Clupea m.	III. 3	III. 1	III. 1 II. 2
Esox	III. 1	II. 3 II. 1	III. 1 II. 1
Anguilla	II. 1	II. 1	II. 1
Siphonostoma	III. 1	/	—
Hippocampus	II. 4	—	—
Fierasfer	III. 1 II. 4	—	—
Petromyzon.	II. 2	—	—

Tabelle 2.

Fischart	Rumpfmuskeln	Flossenmuskeln	Halsmuskeln
Perca	8—2 μ	16—2 μ	8—2 μ
Acerina	16—2	(2—1; 1)	16—1
Lucioperca	12—4	8—2	10—2; 10—1; (8—2)
Cottus	4—1; 4—2; 2—1	2—1	4—2
Gadus	4—1	2—1	4—2
Lota	2—1	4—2; 2—1; 1; 1	2—1
Pleuronectes	4—2	2; (2—1)	1; (2—1)
Leuciscus r.	8—2	8—2	8—2
Leuciscus id.	24—2	10—2	10—2; 6—2; 2
Abramis	16—8; 16—8; 12—2	4—1	6—1
Osmorus	4—2	4—2; 2—1; 1; 1	8—2 (2—1)
Coregonus	4—2	4—2	4—2 (2—1)
Clupea h.	14—1	10—2	4—1; 1;
Clupea m.	12—2	8—1	4—1
Esox	8—2	2;	16—2
Anguilla	4—2	4—2	4—2
Siphonostoma	6—2	—	—
Hippocampus	2—1	—	—
Fierasfer	6—2; 4—2	—	—
Petromyzon	4—2	—	—

Diese Faserform darf man daher wohl als die für die Fische eigentlich typische bezeichnen.

Es wäre sehr verlockend, von dieser Form als Ausgangspunkt die übrigen zu erklären, wozu ja nur die Annahme nötig wäre, dass durch Aneinanderlagerung cylindrischer Bündel die bandförmigen entstanden. Für diese fehlen uns aber bis auf weiteres alle Anhaltspunkte, wenigstens ist nichts bekannt, was gegen eine von vornherein bandförmige Anlage der späteren bandförmigen Fibrillenbündel spräche. Dieses sind aber Fragen der Histogenese der Muskelfaser und lagen nicht im Plane der vorliegenden Untersuchung.

In Tabelle 2, welche so aufgestellt ist, dass die angeführten Masse genau am gleichen Orte wie die entsprechende Gruppenbezeichnung in Tabelle 1 zu suchen sind, finden sich die Breitenmasse der Fibrillenbündel verzeichnet.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. Rud. Kolster für die wohlwollende Anleitung, die er mir bei der Ausführung der Arbeit stets zuteil werden lassen hat, an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank zu sagen.

Helsingfors im März 1910.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 5.

Die hier aufgenommenen Fig. 1—12 sind den Arbeiten der zitierten Autoren entnommen, um die Vergleichung zu erleichtern. Fig. 1 und 2 entsprechen den Fig. 7 und 8 von Rollet. Fig. 1 von *Hippocampus*, Fig. 2 von *Musca vomitoria*. Fig. 3—10 entsprechen den Fig. 33, 39, 57, 38, 44, 46, 48 und 79 v. Gehuchters. Fig. 3—9 von verschiedenen Fischen. Fig. 10 von *Dytiscus marginalis*. Fig. 11 und 12 entsprechen den Fig. 281 und 282 in Koellikers Gewerbelehre, beide nach Rumpfmuskeln von *Cyprinus carpio*.

Berichtigung

zu

W. Rubaschkins Arbeit

„Chondriosomen und Differenzierungsprozesse bei
Säugetierembryonen“ Anat. Hefte Bd. 41, Heft 125:

Seite 407 Zeile 11 steht:

10⁰/₀ einer 2⁰/₀igen Lösung von Kalii bichromici

muss sein

10⁰/₀ einer 2⁰/₀igen Lösung von Acidi osmici.

AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT IN MÜNCHEN.

ÜBER DEN
MAKRO- UND MIKROCHEMISCHEN EISENNACHWEIS IM
DOTTER DES HÜHNEREIES.

VON

FRITZ WASSERMANN,
MÜNCHEN.

Mit 2 Textfiguren und 3 Figuren auf der Tafel 6.

Einleitung.

Den relativ hohen Eisengehalt im Dotter des Hühnereies haben in erster Linie die Untersuchungen von Bunge (1) dargetan. Er hat durch Verdauung mit Magensaft aus dem Dotter ein eisenhaltiges Pseudonuclein dargestellt, das er für die Vorstufe des Hämoglobins hielt und deshalb Hämatogen nannte.

Robert Schneider (13) war der erste, welcher darauf hinwies, dass dieser durch die chemische Analyse festgestellte Eisengehalt des Eidotters auch mit jenen Methoden zur Anschauung gebracht werden kann, welche bei morphologischen Untersuchungen von anderen eisenhaltigen Geweben und Organen längst im Gebrauch waren.

In seiner Arbeit über die Eisenresorption in tierischen Organen und Geweben teilt er nämlich mit, dass er die von Perls im Jahre 1867 zum Zwecke des Eisennachweises in den Geweben eingeführte Berliner-Blau-Reaktion auch auf tierische Eier angewandt habe. Aus diesen Versuchen erkannte er, dass „der rein chemisch schon geführte Nachweis sehr allgemeinen Vorhandenseins von Eisen im Ei mit deutlichem Mehrgehalt des Dotters schon im voraus auch den histologischen Verfolg der Sache der Mühe wert erscheinen lassen dürfte“.

Eine derartige histologische Untersuchung hat dann im Jahre 1892 Smiechowski (14) unter Barfurth an Hühnerkeimscheiben ausgeführt. Er wollte den Zusammenhang zwischen dem Eisengehalt des Dotters und der embryonalen Blutbildung aufklären. Aber dieser erste Versuch krankt an einer ganz unzureichenden Technik des Eisennachweises; und dieser Fehler hat weiterhin zur Folge, dass die dabei gewonnenen Präparate zu irrigen Schlüssen Veranlassung geben. Insbesondere sind, wie ich zeigen werde, jene Ausführungen Smiechowskis zurückzuweisen, welche die morphologische Charakteristik und die Bedeutung der Hisschen Megaspähren betreffen.

Demnach konnte ich an eine Untersuchung über den Eisengehalt im Dotter des Hühnereies nicht herantreten, ohne dabei eine schon von Rückert (12) als wünschenswert bezeichnete Nachprüfung und Berichtigung der Befunde jener Arbeit zu unternehmen. Die Einwände, welche gegen die Untersuchungsmethode Smiechowskis zu erheben sind, werde ich bei der Besprechung der von mir geübten Technik des Eisennachweises darlegen, während die sachliche Berichtigung seiner Befunde aus der Gegenüberstellung meiner eigenen Resultate sich ergeben wird.

Auch ich bin wie Smiechowski an die Frage nach dem Eisengehalt des Dotters im Hinblick auf die Verwendung des Dottereisens zur embryonalen Blutbildung herantreten. Darin aber liegt ein prinzipieller Unterschied in der Verfolgung des Smiechowski und mir gemeinsamen Zieles, dass ich von eingehenden am Dotter selbst angestellten Versuchen ausgehe, während Smiechowski die Eisenreaktion ausschliesslich an Keimscheiben anwandte und nur nebenbei erwähnt, dass er auch fixierten oder frisch in dünner Schicht auf dem Objektträger aufgetragenen gelben und frischen mit einer fein zugespitzten Glaspipette ausgezogenen weissen Dotter dieser

Methode unterworfen habe, offenbar, um so seine an Keimscheiben gewonnenen Resultate zu sichern.

Als ich durch meine Untersuchungen am Dotter eine sichere Basis gewonnen hatte, wandte auch ich die mikrochemische Eisenreaktion auf die embryonalen Gewebe selbst an in der Hoffnung, den Übergang des Eisens aus dem Dotter in die embryonalen Blutzellen mit dieser Methode darstellen zu können. Indes sind die technischen Schwierigkeiten, die sich hierbei der Erlangung einwandfreier Präparate entgegenstellen, derart, dass ihre Überwindung, wenn sie überhaupt gelingt, noch eine grosse Zahl weiterer Versuche notwendig macht und ich mich daher bei der Veröffentlichung der am Dotter erlangten Befunde bescheiden muss.

An dieser Stelle möchte ich Anlass nehmen, meinem hochverehrten Lehrer und Chef, Herrn Professor Dr. Rückert, für die Anregung zu dieser Untersuchung und die vielfache Unterstützung und wohlwollende Förderung bei der Ausführung derselben meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Technik.

Zaleski (14) hat eine zusammenfassende Darstellung der gebräuchlichen makro- und mikrochemischen Eisenreaktionen gegeben. Mit Schwefelammonium wird Eisen in Geweben als grünschwarzes Schwefeleisen gefällt, welche Reaktion im Jahre 1850 von A. Meyer zuerst angewandt wurde; nach Verweilen in gelbem oder rotem Blutlaugensalz und darauffolgender Behandlung mit Salzsäure entsteht in eisenhaltigen Geweben Berlinerblau oder Turnbullsblau; und endlich wird

Eisen durch Einwirken von Rhodankalium und Salzsäure als rotes Rhodaneisen nachgewiesen.

Die letzte Reaktion mit Rhodankalium wurde wegen der Unmöglichkeit, das äusserst labile Rhodaneisen im Präparat festzuhalten, für mikroskopische Untersuchungen bisher nicht verwendet. Ich möchte von ihr nur erwähnen, dass man sie zur Kontrolle der mittels der anderen Reaktionen gewonnenen Bilder sehr wohl heranziehen kann und auch heranziehen soll; denn gerade bei der Vornahme von chemischen Reaktionen an organisierter Substanz, deren Ablauf und mögliche Beeinflussung durch irreführende Faktoren uns bei der Unkenntnis über die Konstitution der untersuchten Stoffe so gut wie unbekannt sind, muss es wünschenswert sein, die Ergebnisse der Untersuchung auf allen zugänglichen Wegen zu erreichen. So habe ich die Rhodankaliumreaktion im Anfang meiner Untersuchung verwendet, als es mir darum zu tun war, das Vorhandensein von nachweisbarem Eisen im frischen Dotter oder dem Mikrotomschnitt durch das eingebettete Objekt überhaupt erst sicherzustellen. Dabei kam es ja nur darauf an, den Eintritt der Reaktion zu beobachten, wenn auch die rote Farbe gleich nach ihrem Auftreten wieder verschwand. Hinsichtlich der Methodik dieser Reaktion kann ich auf die Darstellung Zaleskis verweisen.

Über die beiden anderen Methoden, die Schwefelammonium- und die Berlinerblau-Reaktion, möchte ich vor einer Besprechung der von mir geübten Art ihrer Anwendung noch im allgemeinen bemerken, dass sie hinsichtlich ihrer Zuverlässigkeit nicht gleichwertig sind. Schneider (l. c.) und auch Smiechowski (l. c.) machen darauf aufmerksam, dass durch zu konzentrierte oder zu lange einwirkende Salzsäure aus dem Blutlaugensalz allein schon die sogenannte Eisenblausäure und hieraus wieder unter dem Einfluss des atmosphärischen Sauerstoffs Berlinerblau entstehen kann. Man kann sich sehr leicht

davon überzeugen, dass diese Befürchtung zu Recht besteht: wenn man nämlich zu etwa 25 ccm einer 1%igen Salzsäurelösung einen Tropfen einer konzentrierten Ferrocyankaliumlösung bringt, so entsteht bei Luftzutritt nach wenigen Stunden eine tiefblaue Färbung der Flüssigkeit. Damit während der Reaktion die Bildung von Berlinerblau auf diese Weise vermieden werde, ist nach Schneider streng darauf zu achten, dass die Salzsäurelösung, in welche die Objekte nach der Behandlung mit Blutlaugensalz kommen, stets wasserklar bleibt. Indes habe ich mich bei zahlreichen Versuchen, die Berlinerblau-Reaktion an ganzen Keimscheiben anzustellen, davon überzeugt, dass in manchen Fällen trotz der Befolgung der Vorschrift Schneiders Trugbilder entstehen, die nicht anders erklärt werden können, als durch die Annahme, es müsste im Objekt selbst eine solche trügerische Entstehung von Berlinerblau möglich sein, ohne dass man durch eine Verfärbung der Reaktionsflüssigkeit auf den Fehler aufmerksam gemacht würde. Ich habe hier Fälle im Auge, bei denen die Zellen in Keimscheiben, die in toto der Reaktion unterworfen wurden, einen diffusen bläulichen Farbton aufwiesen. Angesichts der Inkonstanz dieses Befundes und der Tatsache, dass er nur bei Anwendung der Berlinerblau-Reaktion auftrat, könnte ich mich nicht dazu entschliessen, von einer positiven Eisenreaktion in den Zellen solcher Keimscheiben zu sprechen. So muss ich auch auf Grund dieser technischen Erwägungen diejenigen Schlüsse, welche Smiechowski an das Auftreten der Reaktion in Entodermzellen und embryonalen Blutzellen geknüpft hat, als sehr unsichere bezeichnen.

Eine derartige Fehlerquelle beeinträchtigt die Anwendung der Schwefelammonium-Reaktion nicht und sie ist deshalb der Berlinerblau-Reaktion entschieden vorzuziehen. Nur dadurch erschwert sie eine histologische Untersuchung, dass sie die Fixierungsflüssigkeiten, die man für die zu untersuchenden

Objekte anzuwenden hat, auf eine kleine Zahl einschränkt; denn es dürfen natürlich weder chromhaltige Flüssigkeiten noch Sublimatgemische eingewirkt haben, da Chrom und Quecksilber mit Schwefelammonium selbst schwarze Niederschläge geben.

An dieser Stelle möchte ich den hauptsächlichsten Einwand technischer Art gegen die Arbeit Smiechowskis erheben. Er ist darin begründet, dass Smiechowski die Berlinerblau-Reaktion allein benutzte, ohne seinen Befund durch eine zweite Reaktion zu kontrollieren. Allerdings hat er auch mit Schwefelammonium als Eisen-Reagens zu arbeiten versucht, stand jedoch wieder davon ab, weil die Reaktion hier viel langsamer eintrete und bei weitem nicht so schön sei, wie die mit Ferrocyankalium und Salzsäure. Solche Bedenken hätten Smiechowski indes nicht davon abhalten dürfen, die zweite Reaktion wenigstens soweit mit zur Untersuchung heranzuziehen, dass sie ihm eine volle Bestätigung seiner mittels der Berlinerblau-Reaktion gewonnenen Resultate gebracht hätte. Denn wenn überhaupt nachweisbares Eisen in einem Gewebe vorhanden ist, muss es sich gemäss allen bisherigen Erfahrungen durch beide genannte Reaktionen nachweisen lassen, andernfalls die Resultate nicht als gesichert gelten dürfen. Diese Forderung ist grundsätzlich bei jeder mittels der makro- und mikrochemischen Eisenreaktion angestellten Untersuchung zu erheben.

Nach diesen Erwägungen allgemeiner Art wende ich mich einer kurzen Besprechung meiner Untersuchungsmethode zu. Um mich davon zu überzeugen, dass der Dotter des Hühner-eies die Eisenreaktionen gibt, stellte ich zunächst Proben mit unverändertem Dotterbrei an, der frischgelegten Eiern mit einem Hornlöffel entnommen, in ein Reagenzrohr gebracht und mit etwas destilliertem Wasser verdünnt wurde. Von diesen Versuchen erscheint mir nur das eine erwähnenswert, dass die

Fig. 1.



Fig. 2.

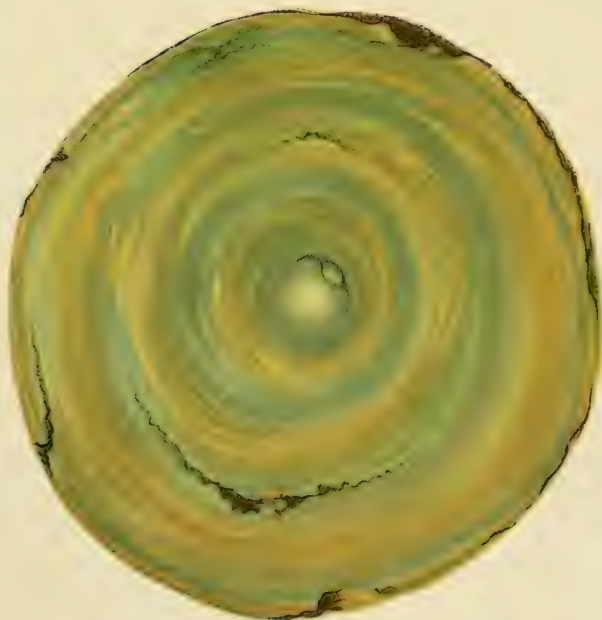


Fig. 3.



Berlinerblau-Reaktion am Dotterbrei zunächst nur ganz schwach ausfiel, dass aber eine kräftige grünblaue Färbung in ihm dann auftrat, wenn er vorher mit Äther durchgeschüttelt worden war. Das rührt wohl daher, dass infolge der Entfernung der fettartigen Substanzen durch Ätherextraktion die wässrige Ferrocyankaliumlösung erst in die Dotterelemente eindringen kann und dadurch die Reaktion ermöglicht wird ¹⁾.

Nach Erledigung dieser Vorfrage durch Reagenzglas-Versuche bestand meine Aufgabe darin, eine Art der Anwendung der Eisenreaktion auf den Dotter zu finden, die es ermöglichte, einerseits auf dem Durchschnitt durch die Dotterkugel über die Verteilung des Eisens in derselben ein Bild zu bekommen, andererseits auf Schnitten den makroskopischen Befund mit dem Mikroskop zu kontrollieren.

Der Erreichung dieses Zieles traten zunächst technische Schwierigkeiten entgegen, die in der Natur des Untersuchungsobjektes ihren Grund hatten. Während Stücke von Organen, selbst Keimscheiben, sich ohne vorherige Fixation mit den Eisen-Reagenzien behandeln lassen, ohne für morphologische Untersuchungen unbrauchbar zu werden, ist das bei nicht-gehärtetem Dotter unmöglich; denn dem Ei entnommen, verliert er zum mindesten seine Form, beim geringsten Anstoss aber zerfließt er infolge Verletzung der Dotterhaut. Auch das Hall'sche Verfahren der Eisenreaktion, dessen sich Tarta-

¹⁾ Als ich diese Erfahrung später bei Anstellung der Berlinerblau-Reaktion an ganzen Keimscheiben verwertete und diese, nachdem ich sie fixiert und durch die Alkoholreihe geführt hatte, auf einige Stunden in Äther legte, trat an ihnen die Reaktion in einer Intensität auf, wie sie ohne vorherige Ätherbehandlung nicht erzielt werden konnte. Jedoch musste ich an den Schnitten durch solche Keimscheiben dann erkennen, dass neben den Dotterelementen alle Zellen eine ganz gleichmässige diffuse Färbung aufwiesen. Dieses Resultat, welches natürlich im Sinne einer spezifischen Reaktion nicht verwertbar ist, legt die Vermutung nahe, dass Äther bei länger dauernder Einwirkung die eisenhaltigen Verbindungen löst und im Gewebe verschleppt, eine Frage, welche praktische Bedeutung gewinnt, wenn man Celloidinschnitte der Eisenreaktion unterziehen will.

kowsky (15) mit Erfolg bediente, eignet sich nicht für den Dotter, so empfehlenswert es mir sonst erscheint. Es besteht darin, dass die frischen Objekte auf 24 Stunden in 70%igen Alkohol gelegt werden, dem auf 100 Teile 5 Teile Schwefelammonium zugesetzt sind (Hallsche Flüssigkeit). Danach überträgt man sie auf weitere 24 Stunden in Alkohol absolut., der mit einigen Tropfen Schwefelammonium versetzt ist (Zaleski). Der Vorteil dieser Methode liegt darin, dass sie zugleich mit der Reaktion eine genügende Härtung der Objekte ermöglicht. Frische Dotter, welche nach Hall behandelt werden, färben sich schon nach wenigen Minuten intensiv dunkelgrün und behalten auch ihre Form, aber die Flüssigkeit dringt nur bis zu einer gewissen Tiefe ins Innere, so dass man nicht erwarten kann, ein richtiges Durchschnittsbild zu bekommen. Auch länger als 24 Stunden dauerndes Verweilen der Dotter in der Reaktionsflüssigkeit führt nicht zur völligen Durchdringung mit derselben; wenigstens kann man nie sicher sein, ob Abstufungen der Reaktion gegen das Centrum des Dotters hin nicht doch auf mangelhaftes Eindringen des Alkohols vielleicht auch auf eine Abschwächung des Reagens während des Eindringens zurückzuführen sind. Mit der Möglichkeit, durch diese beim Dotter allerdings offenkundige, bei anderen Objekten aber vielleicht nicht so leicht erkennbare Fehlerquelle irregeführt zu werden, hat man meines Erachtens immer zu rechnen, wenn man ganze Objekte der Eisenreaktion unterwirft.

Um nicht darauf verzichten zu müssen, Dotter zu untersuchen, die noch nicht durch Behandlung mit Fixierungsflüssigkeiten eine chemische Veränderung erfahren hätten, blieb mir nur übrig, durch Kochen gehärtete Dotter zu verwenden. Die zweite Möglichkeit, welche bei anderen schwer durchdringbaren Objekten bestände, wäre die Anfertigung von Gefrierschnitten, die dann in die Hallsche Flüssigkeit gebracht

werden könnten. Es ist klar, dass dieses Verfahren beim Dotter nicht anwendbar ist.

Das Erhärten des Dotters durch Kochen des ganzen Hühnereies bietet aber einen weiteren Vorteil. Indem der Dotter innerhalb des koagulierenden Eiweissmantels erhärtet, ist es ganz ausgeschlossen, dass er die geringste Formveränderung erleidet. Sie tritt dagegen immer ein, wenn man den Dotter in noch so rasch eindringende Fixierungsflüssigkeiten legt. Jede Formveränderung ist aber gleichbedeutend mit Massenverschiebungen im Innern der Dotterkugel und sobald solche stattgefunden haben, kann man nicht mehr auf ein Durchschnittsbild rechnen, auf dem die einzelnen Dotterelemente in ihrer natürlichen Lage zueinander sowohl wie zur Peripherie und zum Centrum sich befinden.

Die gehärteten Dotter halbierte ich mit einem Rasier- oder Mikrotom-Messer ¹⁾ und legte die beiden Hälften in die Hall'sche Flüssigkeit. Die Reaktion trat bei diesen Objekten nicht so rasch ein wie bei den ganz frischen nicht gehärteten Dottern und erreichte ganz allmählich während 24 Stunden ihre maximale Intensität, welche hinter der bei ungehärteten Dottern erzielten um Merkliches zurückblieb. Zwar konnte ich auch hier nicht erwarten, dass das Reagens das ganze Stück durchdringen würde, aber die Durchschnittsfläche war der Einwirkung des Schwefelammoniums in allen ihren Teilen gleichmässig ausgesetzt.

Das so durch die Schwefelammonium-Reaktion gewonnene Bild lässt sich nicht durch Paraffin- oder Celloidineinbettung der mikroskopischen Betrachtung zuführen; denn die schwarzgrüne Färbung, welche durch die Reaktion im Präparat entstanden ist, verschwindet während der Einbettung wieder voll-

¹⁾ Eine kurzdauernde Berührung der Objekte mit dem Messer beeinflusst die Reaktion nicht, was auch Schneider und Smiechowski erwähnen.

ständig, indem eine Verwandlung des schwarzen Schwefeleisens (FeS) in $\text{Fe}(\text{OH})_2$ vor sich geht (Tartakowsky).

Ein Verfahren, welches den Zweck hat, das leicht zersetzliche Schwefeleisen in eine beständige Verbindung — Berlinerblau — überzuführen, stammt von Tartakowsky (l. c.): „Dazu werden die Organstücke aus dem Spiritus genommen, leicht in destilliertem Wasser ausgewaschen, um das überschüssige Schwefelammon abzuwaschen und dann für 15 bis 20 Minuten — grössere Stücke für eine halbe Stunde — in $11\frac{1}{2}\%$ ige Ferrocyankaliumlösung gelegt. Aus dem Ferrocyankalium werden die Organe für 5—10 Minuten in eine schwache ($0,45\%$ ige) Salzsäurelösung gebracht. Ist viel Eisen vorhanden, so beginnen die Organe sich sehr schnell blau zu färben. In HCl scheinen die Gewebe etwas trüb; wenn die Präparate jedoch einige Stunden in destilliertem Wasser verweilt haben, so nehmen sie eine sehr schöne Blaufärbung an, deren Intensität ganz der ursprünglichen Intensität der Schwefelammonreaktion entspricht.“

„Sobald das Eisen in den Organen in Form von Berlinerblau zum Vorschein gebracht ist, kann man dieselben jeder beliebigen Behandlung unterwerfen, ohne befürchten zu müssen, dass die Intensität der Reaktion verändert oder schwächer werde.“

Diese Methode liess sich auch auf den Dotter anwenden und ich erzielte damit die gleichen Resultate wie Tartakowsky.

Indes war es nicht zu vermeiden, dass die Dotterstücke in der wässrigen Ferrocyankaliumlösung zerfielen und so konnten nur immer kleine Stücke eingebettet und zur mikroskopischen Untersuchung weiter verarbeitet werden. In diesem Zusammenhang möchte ich erwähnen, dass Zaleski merkwürdigerweise alkoholische Lösungen von Ferrocyankalium empfiehlt; solche anwenden zu können, wäre für meine Unter-

suchung natürlich sehr vorteilhaft gewesen, aber Ferrocyan-
kalium ist in Alkohol, wenigstens in den erforderlichen und
auch von Zaleski angegebenen Verhältnissen, unlöslich.

Wollte ich nun zur Untersuchung mit der Lupe oder dem
Mikroskop auch möglichst vollständige Schnitte durch eine
Dotterkugel gewinnen, so konnte ich dazu nur auf dem Wege
der Fixierung ganzer Dotter gelangen, die dann in Celloidin
eingebettet und geschnitten wurden. Diese Schnitte erst wurden
der Reaktion unterworfen. Als Fixierungsflüssigkeit eignete
sich für diesen Zweck am besten das rasch eindringende
Carnoy'sche Gemisch. Formol und Salpetersäure härten den
Dotter nicht in genügender Weise und Sublimat- und Chrom-
gemische waren aus dem erwähnten Grunde zu vermeiden.

Als Schnittreaktion wandte ich wiederum Schwefelammo-
nium, Rhodankalium und die Berlinerblau-Reaktion an. Letztere
in der von Perls angegebenen Art, wobei der Schnitt auf
5 Minuten in etwa 25 ccm einer 1%igen Salzsäurelösung ge-
legt und dann ein Tropfen einer frischbereiteten, kalt gesättigten
wässrigen Ferrocyaniumlösung zugesetzt wird. Die blaue
Farbe tritt nach Umrühren der Reaktionsflüssigkeit in wenigen
Sekunden ein.

Befunde.

Bevor ich in die Darstellung meiner Befunde eintrete, muss
ich mich mit dem Resultat der Arbeit Smiechowskis aus-
einandersetzen.

In Berücksichtigung der Bungeschen Analysen und der
Mitteilung Schneiders gibt Smiechowski zwar aus-

drücklich zu, dass der ganze Dotter in allen seinen Elementen eisenhaltig sein müsse, kommt aber auf Grund seiner mikrochemischen Untersuchung zu dem merkwürdigen Ergebnis, dass der Nachweis des Eisens durch die mikrochemische Reaktion nur am weissen und nicht am gelben Dotter gelinge und das ganze eisenhaltige Material des weissen Dotters in den Megaspähren enthalten sei.

Smiechowski sah die Eisenreaktion in den untersuchten Keimscheiben immer nur an einzelnen Dotterkugeln des Keimwalls positiv ausfallen. Dieser Befund veranlasste ihn, solche Keimwallelemente für eine besondere, eben durch den positiven Ausfall der Berlinerblau-Reaktion charakterisierte Art von Dotterkugeln, nämlich für die von His (7) beschriebenen Megaspähren anzusehen.

Die Eisenreaktion hält er demnach für geeignet, die Megaspähren im Dotter zur Anschauung zu bringen und zugleich ihre physiologische Bedeutung aufzuklären, die in einer Übermittlung des Eisens aus dem Dotter in die embryonalen Blutzellen bestehe.

Zu dieser Anschauung über die Bedeutung der Megaspähren wurde Smiechowski durch folgenden Gedankengang geführt: Wenn das Eisen in den übrigen Dotterelementen, in denen es sogar in relativ grosser Menge vorhanden sein muss, nicht nachgewiesen werden kann, sondern nur in den Megaspähren sich in einer der Reaktion zugänglichen Form befindet, so kann das nur durch eine Verschiedenheit in der Art der chemischen Verbindung des Dottereisens einerseits und des Megaspähreneisens andererseits verursacht sein. Es muss daher eine Umwandlung des Dottereisens in den Megaspähren oder durch sie erfolgen, und zwar in eine Form der chemischen Verbindung, die den Übergang des Eisens aus dem Dotter in die Blutzellen ermöglicht und die Smiechowski mit dem Hämatogen Bunes (1) identifiziert.

Meine Befunde werden indes erweisen, dass Smiechowski durch eine unvollkommene Eisenreaktion irreführt wurde und dass kein Grund besteht, eine solche im Ausfall der chemischen Reaktion in Erscheinung tretende Umwandlung des Eisens während seines Übergangs aus dem Dotter in die embryonalen Gewebe anzunehmen.

Damit werden auch die Angaben Smiechowskis über die Megasphären widerlegt sein.

Ich glaube aber, doch noch besonders darauf hinweisen zu müssen, dass Smiechowskis Auffassung von den Hisschen Megasphären schon an sich unzulässig ist.

His (l. c.) sagt von den Megasphären, denen er diesen Namen gab, um eine indifferente, der Diskussion Raum bietende Bezeichnung zu haben, dass sie „dieselben Elemente sind, welche seit Peremeschkos Arbeit von der Strickerschen Schule als Bildungselemente des mittleren Keimblattes in die Literatur eingeführt und als die vom Boden der Keimhöhle in den Keim eingewanderten Vorgebilde des mittleren Keimblattes gedeutet worden sind.“

Daraus ist in eindeutiger Weise ersichtlich, dass man sich an die Auffassung Peremeschkos und einiger anderer Autoren wie Öllacher, Götte, Balfour und Foster halten muss, wenn man klar erkennen will, welche Gebilde mit dem Namen Megasphären zu bezeichnen sind. Von His selbst dürfen wir, auf dem Standpunkt der heutigen Entwicklungslehre stehend, nur den Namen entlehnen; denn er hat damals wenigstens die Megasphären unter dem Gesichtswinkel der Parablasttheorie betrachtet.

Die Beschreibung und die Abbildungen, welche Peremeschko (10), Öllacher (9), Götte (5), Balfour und Foster (4) von den Bildungselementen oder Dotterzellen (Götte) geben, lehren nun in übereinstimmender Weise, dass unter den Hisschen Megasphären die grossen, mit Dotter-

körnchen ganz erfüllten Kugeln zu verstehen sind, die man leicht am Boden der Keimhöhle des unbebrüteten und bebrüteten Eies wahrnimmt.

Götte zeigt ihre Entstehung aus dem Keimhöhlenboden durch „sekundäre Furchung“ und legt ihnen infolgedessen wie auch schon Peremeschko und Öllacher den Wert von Furchungszellen bei.

Da die erwähnten Autoren glaubten, dass diese Elemente in den Keim einwandern, so identifizierten sie mit ihnen jene grossen granulierten Kugeln, die man zwischen den beiden Blättern des jugendlichen Keims zuweilen sieht.

Von späteren Autoren unterscheidet Kollmann (8) allerdings am Boden der Keimhöhle zwischen dottererfüllten Zellen und kugeligen Gebilden, die nur Dotterkonglomerate sind, und nennt letztere Megasphären. Da aber die Untersucher, auf welche sich His bei seiner Namengebung beruft, wie wir sahen, die Zellennatur der fraglichen Elemente betonen oder wenigstens postulieren, so hätte Kollmann den Begriff der Megasphäre nicht auf blosse Dotterkugeln übertragen dürfen. In diesem Zusammenhang ist seine irrige Anwendung der Hisschen Bezeichnung jedoch von Interesse, weil wir vielleicht vermuten dürfen, dass Smiechowski gerade dadurch von der richtigen Auffassung abgelenkt wurde.

Aus dem Dargelegten geht hervor, dass die Hisschen Megasphären vorerst nur durch ihre Lage am Keimhöhlenboden oder zwischen den Keimblättern charakterisiert sind. Dabei bleibt es indessen noch sehr fraglich, ob die Megasphären zwischen den Keimblättern mit jenen am Keimhöhlenboden wirklich identifiziert werden dürfen.

Auch dadurch erscheint mir die richtige Erkenntnis noch erschwert, dass in der Keimhöhle ganz sicher zu Kugeln zusammengeballte Dottermassen liegen, die nicht leicht von Dotter erfüllten Zellen, den Megasphären, zu unterscheiden

sind, weil die Darstellung des vielleicht wandständigen Kerns derselben nur selten einwandfrei gelingen dürfte und weil jedenfalls zahlreiche Schnitte durch einen so grossen Zelleib kernlos erscheinen müssen, während vielleicht auf einem nur der Kern getroffen ist.

So kann man es begreifen, dass Disse (2) alle am Keimhöhlenboden beschriebenen Elemente für Kunstprodukte erklärte, die bei der Fixierung des Eies durch Gerinnung des flüssigen Keimhöhleninhalts entstünden.

Man muss die Hisschen Megasphären also da aufsuchen, wo sie allein durch ihre Lage sicher als solche zu erkennen sind, nämlich am Boden der Keimhöhle und zwischen den Keimblättern.

Freilich kann man sich vorstellen, dass sie auch im Keimwall als dem ursprünglich peripheren Keimhöhlenbodenbezirk vorhanden sind, aber man darf nicht erwarten, dass es möglich ist, sie aus den anderen Keimwallelementen herauszufinden.

Smiechowski hat indes seine Megasphären nur im Keimwalle gezeigt, und so kann man schon von vorneherein bestreiten, dass er echte Megasphären gesehen hat. Demnach entbehrt auch die von ihm abgebildete „typische Megasphäre“ jeder Beweiskraft, um so mehr, als sie ganz den Typus gewisser Dotterelemente repräsentiert, wie ihn Dubuisson (3) festgestellt hat.

Ihres Zusammenhangs mit der Megasphären-Frage entkleidet, bedeuten Smiechowskis Befunde lediglich, dass er in einzelnen Elementen des weissen Dotters Eisen nachgewiesen hat.

Demgegenüber besteht das Ergebnis meiner Untersuchung darin, dass ich den Nachweis des Eisens nicht nur in allen Elementen des weissen, sondern auch im gelben Dotter führen konnte.

In Figur 1 ist ein senkrecht zur Verbindungslinie zwischen animalelem und vegetativem Pol und annähernd äquatorial geführter Schnitt durch die Dotterkugel eines Hühnereies wiedergegeben. Der Schnitt stammt von einem in toto mit Carnoy'schem Gemisch fixierten und ebenfalls ganz in Celloidin eingebetteten Eidotter, der dann in der angegebenen Richtung in Serienschnitte zerlegt wurde. Einzelne Schnitte wurden den Eisenreaktionen unterworfen. In dem abgebildeten ist das Eisen in Form von Berlinerblau zur Anschauung gebracht. Selbstverständlich zeigen Schnitte, die mit Schwefelammonium oder Rhodankalium behandelt wurden, das Wesentliche des vorliegenden Bildes in ganz gleicher Weise. Die Abbildung wurde bei Lupenvergrößerung hergestellt und es ist genau die durch die Reaktion erzeugte Farbe wiedergegeben. Dass der Schnitt nicht ganz vollständig ist, erklärt sich aus der grossen Brüchigkeit, die dem fixierten Dotter eigen ist.

Die Betrachtung dieses Schnittes ergibt nun, dass die für die angewandte Eisenreaktion charakteristische blaugrüne Farbe in seiner ganzen Ausdehnung überall eingetreten ist.

Ein central gelegenes, unregelmässig geformtes und gegen die angrenzenden helleren Teile nur unscharf begrenztes Feld und ferner am natürlichen Rande des Schnittes ein schmaler Grenzsau erscheinen dunkler gefärbt als die übrigen Partien.

In dieser Weise, also nur in einem stärkeren und schwächeren Ausfall der Eisenreaktion, die für den gesamten Dotter positiv ist, unterscheiden sich der weisse und der gelbe Dotter; denn in Übereinstimmung mit der bisherigen Kenntniss von der Verteilung des weissen und gelben Dotters im Ei und auf Grund der bei stärkerer Vergrößerung vorgenommenen Analyse der Formelemente des Präparates dürfen wir in dem dunklen centralen Feld den Querschnitt der Latebra und in dem Randsaum die gleichfalls aus weissem Dotter bestehende

Rindenschicht des Eies erkennen, während die übrige Schnittfläche dem gelben Dotter entspricht.

Eine Erklärung für das verschiedene Verhalten des gelben und des weissen Dotters gegenüber der Eisenreaktion zu geben, ist nicht möglich. Man kann zwar an eine Verschiedenheit in der chemischen Verbindung des Eisens im gelben und im weissen Dotter denken. Aber einfacher und näher gelegen erscheint mir die Annahme, dass im gelben Dotter auf demselben Raum weniger Eisen vorhanden ist als im weissen, die Farbe der Reaktion hier gewissermassen dünner aufgetragen ist und deshalb heller erscheinen muss; denn man darf wohl sagen, dass der gelbe Dotter mit seinen grossen granulierten Elementen eine geringere Kompaktheit der Zusammensetzung aufweist als der aus homogenen, stark lichtbrechenden Kugeln bestehende weisse.

Zur Betrachtung des Dotterschnittes zurückkehrend, bemerken wir, dass der zwischen dem centralen Feld und dem Randsaum gelegene schwächer gefärbte Teil desselben kein durchaus gleichmässiges Aussehen besitzt. Indem darin hellere und dunklere zirkuläre Zonen aufeinanderfolgen, erscheint die Fläche mehr oder minder deutlich gestreift. Diese Streifung der Schnittfläche ist der Ausdruck der konzentrischen Schichtung, welche die Dotterkugel bei der Gerinnung annimmt. Sie ist am vorliegenden Präparat nicht besonders gut ausgeprägt, wird aber gewöhnlich an fixierten Dottern noch weniger deutlich gefunden. Hingegen erscheinen Schnitte von Dottern, die durch Kochen des ganzen Hühnereies gehärtet wurden, oft in ganz regelmässiger Weise konzentrisch geschichtet; diese Struktur tritt nach Vornahme der Eisenreaktion noch deutlicher hervor. In Fig. 2 habe ich einen makroskopischen Schnitt von einem solchen Dotter wiedergegeben, an dem die Schwefelammonium-Reaktion ausgeführt wurde.

Der bekannte schematische Schnitt durch das ganze

Hühnerei, der von Allen Thomson (16) stammt und aus der Entwicklungsgeschichte von Foster und Balfour (l. c.) in O. Hertwigs (6) Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere übernommen wurde, stellt den zwiebelschalenartigen Bau der Dotterkugel dar, indem dünne konzentrische Lagen weissen Dotters in den gelben eingezeichnet sind, ganz so wie man es, allerdings nicht immer, im hartgekochten Ei sieht.

Die in diesem Schema veranschaulichte gebräuchliche und auch von Waldeyer (17) in O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte vertretene Auffassung, dass abwechselnd aufeinanderfolgende Lagen weissen und gelben Dotters dessen konzentrische Schichtung bedingen, bestätigen meine Präparate nicht.

Weder vermittels des Unterschieds im Ausfall der Eisenreaktion noch auch bei mikroskopischer Betrachtung lässt sich ausser im Centrum und an der Peripherie weisser Dotter in den Schnitten nachweisen.

Es ist gar nicht leicht, ein sicheres Urteil sich darüber zu bilden, welche morphologische Grundlage die Streifung in einem Dotterschnitt wie dem vorliegenden und damit die konzentrische Schichtung des gelben Dotters überhaupt bedingt.

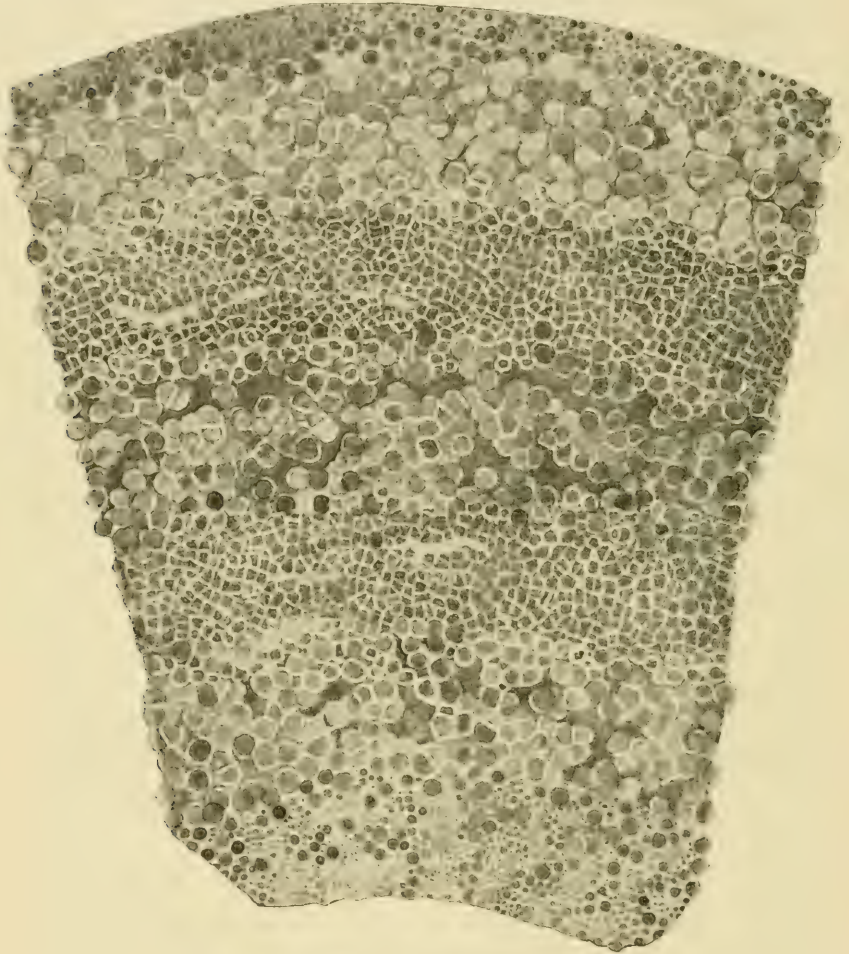
Insbesondere sind es die Folgen der Härtung, welche die Einsicht in diese Verhältnisse erschweren. Vor allem beobachtet man bei noch so sorgfältiger Behandlung des Objektes stets eine mehr oder minder weitgehende Formveränderung der Dotterkugel; deren Folge muss aber eine Massenverschiebung der Dotterbestandteile sein und es ist ohne weiteres klar, dass die Ordnung derselben dadurch eine hochgradige Störung erleiden wird, indem die ursprünglich konzentrisch übereinander gelagerten Schichten zusammengepresst oder aneinander vorbeigeschoben werden können. Dazu kommt dann das Auftreten von ansehnlichen Vakuolen innerhalb der Dottermasse, deren einige auch auf dem vorliegenden Schnitt zu sehen sind.

Die Entstehung derartiger zirkumskripten Flüssigkeitsansammlungen geht aber einher mit einem Auseinanderweichen der Dotterkugeln, die an Stelle der sich bildenden Vakuolen gelegen waren, und bei der Zahl der im Dotter beobachteten Vakuolen ist diese zweite Ursache einer Verschiebung der Dotterteilchen nicht gering zu achten. Ferner sind fein granuliert, im übrigen strukturlose Massen da und dort zwischen den Dotterelementen und in der Umgebung der Latebra zu sehen und diese Beobachtung legt die Annahme nahe, es könnte bei der Härtung des Dotters und der dabei eintretenden Schrumpfung seiner Elemente eine Abscheidung von Flüssigkeit mit darin suspendierten Granula zwischen die Dotterelemente hinein erfolgen. Und auch diese Veränderung müsste den Einblick in die ursprüngliche Anordnung der Bestandteile des gelben Dotters erschweren.

Solche Erwägungen könnten den Untersucher zunächst dazu veranlassen, die konzentrische Schichtung des Dotters überhaupt für eine Folge der Härtung, also für ein Kunstprodukt zu erklären.

Eine genaue Analyse von Dotterschnitten lässt aber mit hinreichender Deutlichkeit erkennen, dass die Streifung da, wo sie in derselben Form wie am gekochten Dotter auftritt, ihre Ursache in einer wirklichen schichtenweise auftretenden Verschiedenheit der Zusammensetzung des gelben Dotters hat. Man sieht nämlich, dass dessen Elemente nicht durchaus gleichgeartet sind, sondern dass Schichten relativ kleiner dicht aneinander gelagerter polygonaler Elemente anderen gegenüberstehen, in welchen annähernd doppelt so grosse, ebenfalls polygonale und oft auch runde Elemente liegen. Solche Lagen, worin die grossen Elemente sich befinden, sind noch dadurch gekennzeichnet, dass sie streckenweise aus völlig ungegliederter Dottermasse bestehen, in der dann, wie in ausgesparten Hohlräumen, die grossen granulierten Kugeln liegen.

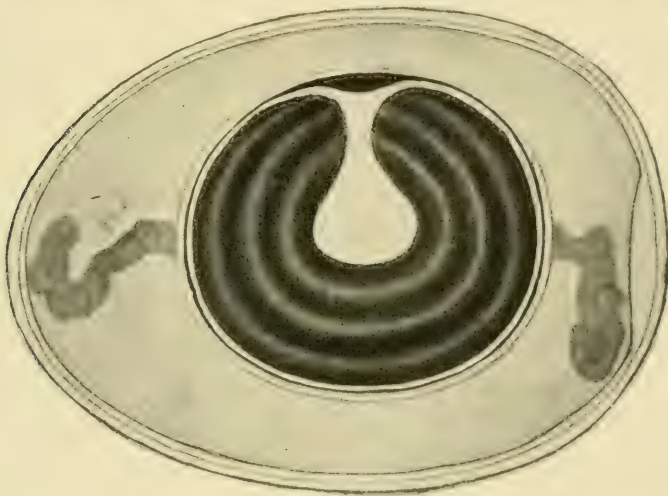
Die Textfigur 1 stellt einen Sektor aus einem Dotterschnitt dar und zeigt bei schwacher mikroskopischer Vergrößerung, wie auf die aus weissem Dotter bestehende Rindenschicht zu-



Textfigur 1. (Halbschematisch.)

nächst eine Lage grosser Elemente gelben Dotters folgt, wie sich an diese eine solche mit kleinen polygonalen Elementen anschliesst, und wie dieser wiederum eine Schichte mit grossen

und weiter eine Schichte mit kleinen Elementen anliegt, bis endlich nach innen wieder grosse Elemente die Latebra mit ihren dem weissen Dotter angehörenden Kugeln umgeben. In Berücksichtigung dessen, was oben über die Schwierigkeit der Analyse dieser Strukturverhältnisse gesagt wurde, ist es wohl verständlich, dass ein und derselbe Dotterschnitt die konzentrischen Schichten im gelben Dotter nicht mit der Klarheit zeigen kann, wie sie hier aufgezeichnet sind und dass



Textfigur 2.

die vorliegende Figur unter möglichst weitgehender Anlehnung an die wirklichen Bilder nur durch Verwertung mehrerer Dotterschnitte gewonnen werden konnte, also halbschematisch genannt werden muss.

Ich gebe diese Abbildung auch nur in der Absicht, die morphologische Grundlage der konzentrischen Schichtung der Dotterkugel zu zeigen, die eben nicht durch konzentrisch miteinander abwechselnde Lagen von gelbem und weissen Dotter zustande kommt, sondern von den beschriebenen Strukturverhältnissen des gelben Dotters verursacht ist. Dabei möchte

ich aber nur auf die Grössenunterschiede der einzelnen Elemente des gelben Dotters als auf das prinzipielle Unterscheidungsmerkmal seiner verschiedenen Lagen hingewiesen haben, nicht aber auf die Unterschiede in der Form derselben; denn ich weiss wohl, dass es von der Art der Behandlung des gelben Dotters abhängt, ob seine Bestandteile im Präparat rund oder polygonal erscheinen. Auch will ich mit der vorliegenden Abbildung keine bindende Angabe über die Zahl der im Dotter vorhandenen Schichten machen, weil diese meiner Erfahrung nach nicht konstant ist und zu einer genauen Feststellung dieser Verhältnisse eine grössere Anzahl von Untersuchungsobjekten nötig wäre, als ich im Hinblick auf das eigentliche Ziel meiner Untersuchung verarbeitet habe.

Bei der schematischen Darstellung eines Durchschnitts durch das Hühnerei müsste man in Hinsicht auf die mitgeteilten Befunde die konzentrische Schichtung des Dotters in der Art angeben, dass hellere und dunklere Streifen, die nicht durch scharfe Konturen voneinander getrennt sein dürften, in der dem weissen Dotter gegenüber einheitlichen gelben Dotter-schicht abwechseln. Ich habe in der nebenstehenden Figur (Textfig. 2) versucht, ein solches Schema zu geben, indem ich mir erlaubte, den gebräuchlichen Durchschnitt durch das Hühnerei in der geforderten Weise abzuändern.

Die konzentrische Schichtung kommt demnach im Hühnerdotter auf die gleiche Art zustande wie im Dotter der Eier von Torpedo. Nach der Beschreibung, welche Rückert (11) von diesen Dottern gegeben hat, wechseln hier am Schnitt gleichfalls Schichten grösserer Dotterblättchen mit solchen ab, die aus kleineren bestehen. Somit geht die strukturelle Übereinstimmung zwischen dem Vogelei und dem Selachierei noch weiter als Rückert annehmen konnte. Nicht nur die konzentrische Schichtung des Nahrungsdotters überhaupt ist beiden gemeinsam, was Rückert eben hervorgehoben hat, sondern

auch die morphologische Grundlage, auf der diese Struktur beruht, wenn sich auch die einzelnen Elemente der beiden Dotterarten wohl voneinander unterscheiden. Rückert hat an die „auffallende Tatsache“, dass eine derartige Übereinstimmung zwischen dem Selachier-, speziell dem Torpedoei mit dem Vogelei besteht, die Frage angeknüpft, ob „die Ähnlichkeit nur dadurch hervorgerufen wird, dass die beiderlei Eier unter gleichen Bedingungen sich entwickeln, oder ob es sich um einen durch Vererbung auf das Vogelei übertragenen Vorgang handelt, mit einem Wort, ob eine Analogie oder Homologie vorliegt. Im letzteren Falle würde sich der Schluss ziehen lassen, dass das meroblastische Ei des Vogels resp. der Sauropsiden ein primär meroblastisches ist wie das Selachierei, und das Säugetierei kein tertiär, sondern ein sekundär holoblastisches wie das Amphibienei.“ Meine Befunde dürften diese von Rückert aufgeworfene Frage aufs neue anregen.

Das Ergebnis, welches ich bei der makro- und mikrochemischen Untersuchung des Dotters gewinnen konnte, bestätigte sich, als ich die Eisenreaktionen auf Hühnerkeimscheiben anwandte.

Fig. 3 stellt die Hälfte eines Querschnitts durch eine 20 Stunden bebrütete Keimscheibe dar, die nach Fixierung mit Hellys Gemisch in toto der Berlinerblau-Reaktion unterworfen wurde.

Der Schnitt, der mit Borax-Carmin gefärbt wurde, zeigt, dass sämtliche Dotterkugeln des Keimwalls die Farbe der Reaktion annehmen. Damit gewinnen meine Befunde eine Beziehung zur Frage nach der embryonalen Blutentwicklung.

Rückert (12) leitet nämlich aus der Tatsache, dass bei allen Anamniern die Blutentwicklung in engem räumlichen Zusammenhang mit dem Dotter steht und dieser für die Entstehung und Reifung der embryonalen Blutzellen offenbar notwendig ist, folgenden Satz ab: „Die erste Blutbildung der

Wirbeltiere ist deshalb an den Dotter (dotterhaltigen Entoblast) gebunden, weil dieser dem Blut bestimmte, für dasselbe notwendige Stoffe, wahrscheinlich den roten Blutzellen das Eisen, zuführt.“

Für diese Annahme konnte ich mit Hilfe der mikrochemischen Eisenreaktion eine sichtbare Grundlage beibringen; man sieht auf dem abgebildeten Schnitt die Blutinseln dem Dotter als ihrem eisenhaltigen Nährboden aufliegen.

Ob fernere Versuche mit der Eisenreaktion an den embryonalen Geweben selbst eine weitere Erkenntnis von dem Zusammenhang zwischen dem Eisengehalt des Dotters und der embryonalen Blutbildung bringen werden, in dem Sinne, dass man den Übergang des Eisens in die Blutzellen zur Anschauung bringen kann, erscheint mir nach zahlreichen, sich über eine lange Zeit erstreckenden Untersuchungen noch sehr zweifelhaft.

Zum Schlusse möchte ich die Ergebnisse meiner Arbeit in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Bei morphologischen Untersuchungen über den Eisengehalt von Organen und Geweben sind stets die beiden gebräuchlichen Eisenreaktionen (Berlinerblau- und Schwefelammonium-Reaktion) zur gegenseitigen Kontrolle anzuwenden. Ferner ist es erforderlich, die Reaktionen zuerst am frischen Objekt anzustellen, damit man sieht, ob und bis zu welchem Grade die am fixierten Material gewonnenen Resultate durch die Vorbehandlung beeinträchtigt werden. Den Reaktionen am ganzen Objekt — sei es frisch oder fixiert — müssen Kontrollversuche an Mikrotomschnitten gegenübergestellt werden.

2. Der makro- und mikrochemische Eisennachweis gelingt nicht bloss an den sogen. „Megaspähren“, wie Smiechowski angibt, sondern an sämtlichen Elementen des weissen und gelben Dotters des Hühnereies. Damit wird auch die Folgerung des genannten Autors, dass das Eisen bei seinem

Übergang aus dem Dotter in die Megaspähren in eine andere chemische Verbindung, welche er mit dem Hämatogen B u n g e s identifiziert, umgewandelt werde, in sich zusammenfallen.

3. Der weisse Dotter unterscheidet sich vom gelben insoferne, als er sich mit den Eisen-Reagenzien intensiver färbt als dieser.

4. Die bei der Untersuchung des frischen und gehärteten Dotters angewandten Methoden des Eisennachweises zeigen sich vorerst ungeeignet zur einwandfreien Darstellung des Eisengehaltes der embryonalen Blutzellen.

5. Die konzentrische Schichtung der Dotterkugel des Hühnereies ist nicht bedingt durch konzentrisch miteinander abwechselnde Lagen von gelbem und weissem Dotter, sondern ist eine durch Strukturverhältnisse innerhalb des gelben Dotters hervorgerufene Erscheinung. Demgemäss ist eine Abänderung der bekannten von A l l e n T h o m s o n stammenden schematischen Darstellung des geschichteten Baues des Hühnereies notwendig.

6. Die durch die angewandten Methoden erzielten Bilder vom Keimwall demonstrieren für das Hühnchen klarer als das bisher möglich war, den von R ü c k e r t betonten engen räumlichen Zusammenhang zwischen den embryonalen Blutinseln und stark eisenhaltigem Dotter.

Erklärung der Tafelfiguren.

Tafel 1.

Fig. 1. Schnitt durch einen in toto fixierten in Celloidin eingebetteten und senkrecht zur Verbindungslinie zwischen animalelem und vegetativem Pol des Eies in Serienschnitte zerlegten Hühnerdotter. An dem vorliegenden Schnitt ist die Berlinerblau-Reaktion ausgeführt. Er wurde bei Lupenvergrößerung gezeichnet.

R. Rindenschicht.

L. Latebra (Querschnitt).

G. Zone des gelben Dotters, in welcher konzentrische Streifung angedeutet ist.

Fig. 2. Makroskopischer Schnitt durch eine Dotterkugel, welche der Schwefelammonium-Reaktion unterworfen wurde.

Fig. 3. Hälfte eines Querschnittes durch eine 20 Stunden bebrütete Hühnerkeimscheibe, die in toto der Berlinerblau-Reaktion unterworfen und mit Boraxkarmin nachgefärbt wurde.

ec. Ectoblast, en. Entoblast, m. Mesoblast.

bi. Blutinseln, kw. Keimwall.

Literaturverzeichnis.

1. Bunge, Über die Assimilation des Eisens. Zeitschr. f. physiol. Chemie. 9. Bd. 1885.
2. Disse, Die Entwicklung des mittleren Keimblattes im Hühnerei. Arch. f. mikroskop. Anat. 15. Bd. 1878.
3. Dubuisson, Etude de vitellus. Arch. de Zoologie expérim. 50. Bd. Paris 1906.
4. Foster und Balfour, Grundzüge der Entwicklungsgesch. d. Tiere. Deutsch von Kleinenberg. Leipzig 1876.
5. Goette, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Arch. f. mikrosk. Anat. 10. Bd. 1874.
6. Hertwig, O., Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. 3. Aufl. 1907.
7. His, Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryos. Arch. f. Anat. u. Phys. 1877.
8. Kollmann, Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1884.
9. Oellacher, Untersuchungen über die Furchung und Blätterbildung im Hühnerei. Studien aus dem Institut f. exp. Path. zu Wien. Herausgeg. v. Stricker. 1. Bd. 1870.
10. Peremeschko, Über die Bildung der Keimblätter im Hühnerei. Sitzungsbericht d. math.-naturw. Kl. d. kais. Akad. d. Wiss. zu Wien. 1868.
11. Rückert, Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier. Festschrift zum 70. Geburtstag von Carl von Kupffer. Jena, Gustav Fischer. 1899.
12. Rückert und Mollier, Die erste Entstehung der Gefäße und des Blutes bei Wirbeltieren. Handb. d. vergl. u. exp. Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere. Herausg. von O. Hertwig 1906. 1. Bd. 1. Teil, 2. Hälfte.
13. Schneider, R., Über Eisenresorption in tierischen Organen und Geweben. Abh. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1888.

14. Smiechowski, Die Bedeutung der Megasphären in der Keimsch. des Hühnchens. Anat. Hefte. 2. Bd. 1893.
 15. Tartakowsky, Die Resorptionswege des Eisens beim Kaninchen. Pflügers Arch. f. Phys. 100. Bd. 1903.
 16. Thomson, Allen, Ovum in the cyclopaedia of anatomy and Physiol. Vol. 5. London 1859.
 17. Waldeyer, Die Geschlechtszellen. Handbuch d. vergl. u. experim. Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere. Herausg. v. O. Hertwig. 1906. 1. Bd. I. Teil. 1. Hälfte.
 18. Zaleski, Die Vereinfachung von makro- und mikrochem. Eisenreaktionen. Zeitschr. f. phys. Chemie. 14. Bd. 1890.
-

SÄUGERPTERYGOID UND ECHIDNAPTERYGOID

NEBST

BEMERKUNGEN ÜBER DAS SÄUGER-PALATINUM
UND DEN PROCESSUS BASIPTERYGOIDEUS.

VON

E. GAUPP,
FREIBURG i. B.

Mit 41 Textfiguren

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	315
1. Fragestellung	316
2. Die Identität des von mir bei <i>Echidna</i> gefundenen Knochens mit dem „Säuger-Pterygoid“, und die Verschiedenheit des letzteren von dem „ <i>Echidna</i> -Pterygoid“	320
3. Die Fuchssche Annahme, dass der von mir bei <i>Echidna</i> gefundene Knochen die losgelöste Pars perpendicularis ossis palatini sei	354
4. Positive Momente zugunsten des Vergleiches: <i>Echidna</i> -Pterygoid = Reptilien-Pterygoid, und Säuger-Pterygoid = Crus transversum parasphenoidei	376
5. Positive Momente zugunsten der alten Deutung: Säuger-Pterygoid = Reptilien-Pterygoid. Die Beziehungen des Säuger-Pterygoids zur Schädelbasis und ihre mutmassliche Herkunft. Etwaige sonstige Deutungen des „ <i>Echidna</i> -Pterygoids“	403
9. Zusammenstellung der Hauptresultate. Schluss	421
Literaturverzeichnis	428

Einleitung.

Im Jahre 1905 habe ich in einer Arbeit im Anatomischen Anzeiger die Ansicht zur Diskussion gestellt, dass die Skeletstücke der Säuger, die man bisher als Pterygoide auffasste, wahrscheinlich gar nicht diesen, sondern den Seitenteilen des Parasphenoids der Nichtsäuger morphologisch entsprechen. Grund hierfür war mir die Auffindung eines bis dahin unbekannt gebliebenen Knochens an der Schädelbasis von Echidna, — woraus unzweifelhaft hervorging, dass in den bisherigen Deutungen und Auffassungen irgendwo ein Fehler sein müsse. Gegen den von mir gemachten Deutungsversuch hat H. Fuchs Einspruch erhoben unter gleichzeitiger Aufstellung einer neuen Hypothese, die jenem Befund gerecht werden soll. Die zahlreichen und recht bedenklichen Verstösse gegen die Sachlichkeit und gegen die Richtigkeit in der Wiedergabe meiner Angaben, sowie der Ton, in dem Fuchs auftritt, haben mich schon zu einer Erwiderung auf den genannten Aufsatz veranlasst; hier möchte ich nun die ganze Frage noch einmal einer genauen Prüfung unterziehen.

Dem der Schädel-Morphologie Fernerstehenden mag es seltsam erscheinen, dass man über eine einzige Homologiefrage eine lange Abhandlung schreiben kann, und der Zweifel kann sich aufdrängen, ob eine solche Frage wichtig genug ist,

um einen so beträchtlichen Aufwand von Mühe und Zeit zu rechtfertigen. Demgegenüber wäre zu erwidern, dass die Feststellung der Knochenhomologien an sich natürlich nicht Endziel der Schädelforschung ist, sondern im Gegenteil, nur die erste Arbeit, die getan werden muss. Man kann auch bei ihr schon weitere und höhere Gesichtspunkte ins Auge fassen: die Umbildung des Gesamtschädels in Anpassung an die Umbildung der einzelnen Organe des Kopfes und an die Anforderungen der besonderen Lebensweise des Trägers; — im Zusammenhang werden diese letzteren Fragen aber doch erst erörtert werden können, wenn die einzelnen Elemente, die den Schädel zusammensetzen, in ihrer morphologischen Bedeutung klar sein werden, d. h. wenn die Knochen-Homologien zweifellos festgestellt sind. Dass selbst für den Säuger- und Menschenschädel diese Vorarbeit noch nicht erledigt ist, mag der kürzlich von mir veröffentlichte Aufsatz über das Lacrimale zeigen, sowie der seit einigen Jahren wieder aufgeweckte Streit um die Gehörknöchelchenfrage.

Ich möchte im nachfolgenden zeigen, dass die wissenschaftliche Bestimmung von Knochenhomologien mehr ist als — wie ich es einmal ausdrückte — „eine Art Mosaikspiel, in dem man die Stücke ganz nach Belieben und ohne wissenschaftliche Begründung bald so, bald so gruppieren kann“, dass sie sich nicht an der Oberfläche halten darf, sondern gewissenhaft alle Beziehungen des fraglichen Skeletstückes ins Auge zu fassen hat. Auch so kann noch ein Irrtum unterlaufen, den spätere neue Funde aufdecken, — aber die getane Arbeit ist dann sicherlich nicht vergeblich gewesen.

1. Fragestellung.

Die „mediale Lamelle des Flügelfortsatzes des Keilbeins“, die als selbständiger Deckknochen entsteht und bei vielen Säugern selbständig bleibt, ist von jeher als Repräsentant des

Pterygoids der Nonmammalia aufgefasst worden, — eine Auffassung, für die sicherlich Vieles spricht, und die ich selbst früher ohne Bedenken für richtig hielt. Solche Bedenken gewannen bei mir erst feste Gestalt, als ich die Entwicklung des Echidnaschädels an dem Semonschen Material untersuchen konnte. Dass bei den Monotremen die „Pterygoide“ ganz anders gelagert sind als bei den übrigen Säugern, ist schon lange bekannt: während sie bei den letzteren im wesentlichen vertikal stehende Knochenlamellen darstellen, die ihre eine Fläche medialwärts gegen den Ductus nasopharyngeus, die andere lateralwärts (— gegen den „Processus pterygoideus“ s. str. des Keilbeins, wo ein solcher als laterale Lamelle des Flügelfortsatzes s. l. vorhanden ist —) kehren, und mit ihrem dorsalen Teil der Schädelbasis in der Orbitotemporalregion (— i. A. medial von der Wurzel der Ala temporalis, aber auch nach vor- wie nach rückwärts sich ausdehnend —) angeschlossen sind, liegen sie bei Echidna viel weiter hinten, ventral von der Pars cochlearis der Ohrkapsel, und nach vorn nur bis in die Gegend der Wurzel der Ala temporalis reichend, dazu als im wesentlichen horizontale Platten am Dach der Mundhöhle, eine Fläche ventralwärts gegen die Schleimhaut derselben kehrend. Bei Ornithorhynchus liegen sie noch mehr seitwärts und sind zudem nur lose und beweglich mit dem übrigen Schädel verbunden.

Die Untersuchung der Embryonalstadien von Echidna ergab mir nun eine sehr überraschende Tatsache: es fand sich genau an der Stelle, wo bei den ditremen Säugern das „Pterygoid“ liegt, auch bei Echidna ein selbständig entstehender Deckknochen, der in den bisherigen Schilderungen des Echidnaschädels nicht genannt ist, und dessen Vorhandensein tatsächlich unbekannt war. Mit diesem Funde gewann die ganze Angelegenheit ein anderes Aussehen. Da es mir nicht zweifelhaft sein konnte, dass dieser neu aufgefundene Knochen dem „Ptery-

goid“ der übrigen Säuger entspricht, so stand ich vor der Tatsache, dass *Echidna* auf jeder Seite zwei Skeletstücke besitzt, die beide den Anspruch erheben, als „Pterygoid“ gedeutet zu werden: jenes lange bekannte, so eigenartig gelagerte „*Echidna*-Pterygoid“ und der neu gefundene, dem „Säuger-Pterygoid“ vergleichbare Knochen. Es war klar, dass nur einer der beiden Knochen jenen Anspruch mit Recht erheben konnte, und es war somit zu fragen, 1. welcher der beiden das sei, und 2. wie dann der andere gedeutet werden müsse. Mancherlei Momente sprachen dafür, dass der hintere, auch bisher für das Pterygoid der *Echidna* gehaltene Knochen tatsächlich diese Deutung verdiene. Dann war der vordere, dem auch sonst vorhandenen „Säuger-Pterygoid“ entsprechende, neu zu deuten, und es blieb dafür kein anderes Vergleichsobjekt übrig als der Seitenteil des Parasphenoids, der in der Tat manche Übereinstimmung mit dem „Säuger-Pterygoid“ darbot. Für diese Deutung habe ich mich denn auch entschieden.

Dagegen erhebt Fuchs (1910) nun Einspruch. Auch er stellt sich auf den Standpunkt, dass der hintere der beiden Knochen von *Echidna* das wirkliche (Reptilien-) Pterygoid sei, hält aber dies zugleich für das Pterygoid der übrigen Säuger, das somit ebenfalls dem Reptilien-Pterygoid entsprechen würde. Den Knochen, den ich bei *Echidna* neu aufgefunden und dem „Säuger-Pterygoid“ homologisiert habe, deutet er dann in einer ganz neuen Weise: er hält ihn für die selbständig gewordene *Pars perpendicularis palatini*. Fuchs geht dabei, in Nichtberücksichtigung bekannter Tatsachen, von der Vorstellung aus, dass eine *Pars perpendicularis palatini* bei *Echidna* fehle.

Aus dieser Rekapitulation erhellt, dass es sich hier um mehrere Fragen handelt, die für sich beantwortet werden müssen.

1. War ich berechtigt, den bei *Echidna* neu aufgefundenen Knochen dem Pterygoid der übrigen Säuger zu identifizieren? Es ist klar, dass dies die allerwichtigste Vorfrage ist, denn die Auffindung des fraglichen Knochens und seine Deutung in dem erwähnten Sinne waren ja der Beweis, dass irgend etwas in den bisherigen Auffassungen nicht stimmte, und gaben mir den Anstoss, den Versuch einer anderen Deutung zu machen. Ich denke, aus dem Nachfolgenden wird die Bejahung dieser eben gestellten ersten Frage hervorgehen.

2. Ist die Ansicht von Fuchs, dass der von mir neu gefundene Knochen von *Echidna* die selbständig gewordene *Pars perpendicularis palatini* sei, begründet? Mit der Bejahung der unter 1. gestellten Frage wird diese zweite natürlich *eo ipso* verneint; ich halte es jedoch für notwendig, die Argumente, die Fuchs für seine Meinung vorbringt, noch besonders zu prüfen. Erweisen sich dieselben, wie ich zu zeigen denke, als hin-fällig, so wird die Richtigkeit der von mir in diesem Punkte vertretenen Anschauung nur noch mehr gesichert.

3. Wenn somit, nach Bejahung der Frage Nr. 1, der *Echidna*-schädel auf jeder Seite 2 Skeletstücke besitzt, die auf den Namen „Pterygoid“ Anspruch erheben, und von denen dem-nach das eine notwendigerweise anders zu deuten ist, welche positiven Momente lassen sich dann dafür anführen, dass das hintere derselben dem echten Reptilien-Pterygoid, das vordere aber dem *Crus transversum parasphenoides* zu vergleichen ist?

4. Welche andere Deutungsmöglichkeiten liegen etwa noch vor?

Bei der Behandlung dieser Fragen, die im nachfolgenden gesondert erfolgen soll, wird das Verhalten der Deckknochen und des Primordialschädels, aber auch das der Nerven und Muskeln zu berücksichtigen sein.

2. Die Identität des von mir bei *Echidna* gefundenen Knochens mit dem „Säuger-Pterygoid“, und die Verschiedenheit des letzteren von dem „*Echidna*-Pterygoid“.

Aus der eben gegebenen Rekapitulation erhellt, dass die allerwichtigste Vorfrage in dem ganzen Problem die ist, ob der von mir bei *Echidna* neu aufgefundene Deckknochen in der Tat, wie ich glaube, das „Pterygoid“ der übrigen Säuger repräsentiert. Ist das der Fall, so besitzt *Echidna* eben jederseits zwei Skeletstücke, die den historisch begründeten Anspruch auf die Bezeichnung Pterygoid erheben, und damit liegt dann die Notwendigkeit vor, die bisherigen Anschauungen in diesem oder jenem Punkte zu ändern.

Ich habe beschrieben (1908) und abgebildet, dass der fragliche Knochen¹⁾ zuerst auf dem Stadium 46 von *Semon* deutlich erkennbar ist, und zwar als durchaus selbständiges Skeletstück, angelagert an die mediale Fläche des absteigenden Teiles der *Ala temporalis*. Von dieser ersten und damit wichtigsten Anlagerungsstätte aus dehnt er sich dann im Laufe der weiteren Entwicklung nach vorn und hinten weiter aus; „caudalwärts bis auf den medialen Umfang der *Pars cochlearis* der Ohrkapsel (lateral vom *Foramen caroticum*), rostralwärts bis an den *Processus maxillaris posterior* der Nasenkapsel“. Schon auf dem Stadium 46 sind die Beziehungen des Knochens zum Knorpelschädel nicht mehr die eines reinen Deckknochens, vielmehr liegt er ihm eine Strecke weit ganz innig, ohne trennendes Bindegewebe an, in einem zunächst kleinen Gebiet, das sich weiterhin vergrößert. Mangels der nötigen Studien waren die Ossifikationsvorgänge am Sphenoid nicht zu verfolgen; das Schlussresultat aber ist eine untrennbare Vereinigung des Deckknochens mit dem Sphenoidale. „So

¹⁾ Gegen die von *Fuchs* beliebte Bezeichnung: „der angeblich neue Knochen“ für dieses Skeletstück habe ich bereits an anderer Stelle (*Anat. Anz.* Bd. 37, 1910, Nr. 13/14) Einspruch erhoben.

bildet der Deckknochen zusammen mit der Ala temporalis den Abschnitt des Sphenoidale, den van Bemmelen als Flügelfortsatz bezeichnet“ (Gaupp, 1908, S. 743).

Die Übereinstimmung dieser Vorgänge mit denen, die von der Entwicklung des „Pterygoids“ der übrigen (ditremen) Säuger bekannt sind, liegt auf der Hand. Hier wie dort haben wir es mit einem selbständig entstehenden Skeletstück zu tun, das auch bei Echidna durchaus keine genetischen Beziehungen zu anderen Deckknochen, etwa dem Palatinum, erkennen lässt. Wie Fuchs dazu kommt, das anzuzweifeln, ist mir unerfindlich. Ich habe die selbständige Entstehung, so wie ich sie in den Semonschen Serien fand, geschildert, und die Abbildungen zeigen den Knochen so deutlich von dem Palatinum getrennt, dass an einen ontogenetischen Zusammenhang beider nicht zu denken ist. Aus der Darstellung von van Bemmelen (1901) geht zudem hervor, dass der Knochen auch im erwachsenen Zustand gegenüber dem Palatinum frei bleibt, so dass das Sphenoid, mit dem er verschmilzt, von dem letzteren, dem Palatinum, losgelöst werden kann. Da wäre es doch schon an sich sehr auffallend, wenn auf einem Zwischenstadium vorübergehend ein knöcherner Zusammenhang zwischen beiden Skeletstücken sich ausbildete. Das ist denn auch tatsächlich nicht der Fall, und nichts in der von mir gegebenen Schilderung und in den bildlichen Darstellungen berechtigt zu einer solchen Annahme, — für den nämlich, der sich an das hält, was sich in meiner Arbeit findet. Wenn Fuchs demgegenüber behauptet, dass auf zweien meiner Figuren (Taf. 73, Fig. 23 und Taf. 75, Fig. 37) die beiden Skeletstücke zusammen als ein Knochen erscheinen, so habe ich dagegen schon an anderer Stelle darauf hingewiesen, dass dieser Eindruck höchstens bei flüchtigem Hinschauen entstehen kann, da tatsächlich beide Knochen auf meinen Abbildungen durch einen deutlichen von Bindegewebe erfüllten Zwischenraum getrennt sind.

Um nichts zu unterlassen, habe ich mit gütiger Erlaubnis von Herrn Geheimrat Fürbringer die Echidnaserien noch einmal speziell auf den fraglichen Punkt hin durchgesehen und kann auf das Bestimmteste versichern, dass in keiner derselben ein knöcherner Zusammenhang des Knochens, den ich dem Säuger-Pterygoid vergleiche, mit dem Palatinum besteht.

Weiter entspricht nun die Topographie des fraglichen Echidna-Knochens ganz der des „Pterygoids“ der übrigen Säuger. Um das zu belegen, gebe ich in den Figg. 1—6 noch einmal Abbildungen, die sich auf Echidna beziehen, und zwar von Schnitten der Serie 48 a (Semon), derselben Serie, nach der mein Hauptmodell angefertigt wurde. Fig. 1 zeigt das hinterste Ende des Knochens an der Schädelbasis unmittelbar vor dem Foramen caroticum; Fig. 2 zeigt das Gebiet, in dem der Knochen der Ala temporalis ganz eng angelagert ist; auch auf Fig. 3 findet er sich noch am ventral-medialen Umfang der Ala temporalis, während die Figg. 4—6 sein Verhalten in dem Gebiet vor der Wurzel der Ala temporalis darstellen. In Figg. 7 und 8 gebe ich dann noch Schnitte aus der ältesten mir zur Verfügung stehenden Serie (51 a), von denen Fig. 7 das hinterste Ende des (caudalwärts vorgewachsenen) Knochens lateral von dem Foramen caroticum an der Pars cochlearis der Ohrkapsel zeigt.

Zum Vergleiche mögen die Figg. 9—23 dienen, die das „Pterygoid“ von *Perameles* (spec.? Figg. 9—13), *Mus musculus* (Figg. 14—18) und *Talpa europaea* (Figg. 19—23) zeigen¹⁾. Bei aller Verschiedenheit im einzelnen lassen sie doch die völlige prinzipielle Übereinstimmung in den Hauptsachen erkennen und lassen m. E. an der Identität jenes Knochens von Echidna mit

¹⁾ Die Schnitte von *Talpa* entstammen der Serie des Herrn Professors E. Fischer, nach der dessen Modell angefertigt wurde. Für die Überlassung derselben spreche ich Herrn Professor E. Fischer auch hier meinen herzlichsten Dank aus. Die *Perameles*-Embryonen verdanke ich Herrn Professor Bolk in Amsterdam.

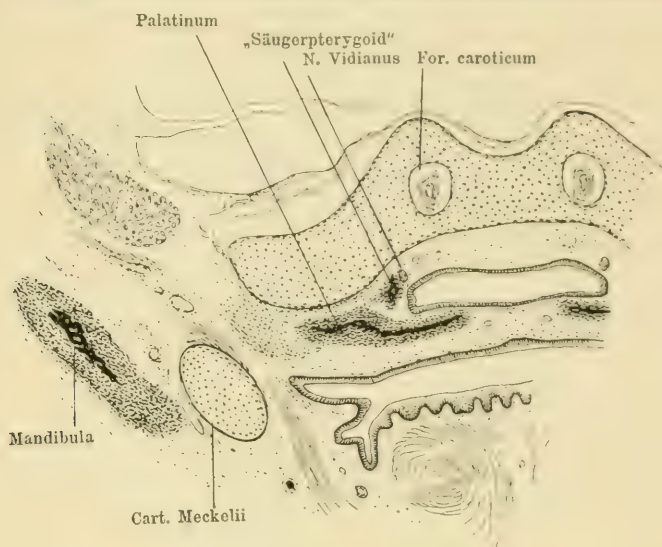


Fig. 1.

Echidna aculeata, var. *typica*. Semon, Nr. 48 a. Obj. 14, Schnitt 10. Schnitt durch das hinterste Ende des „Säugerpterygoids“.

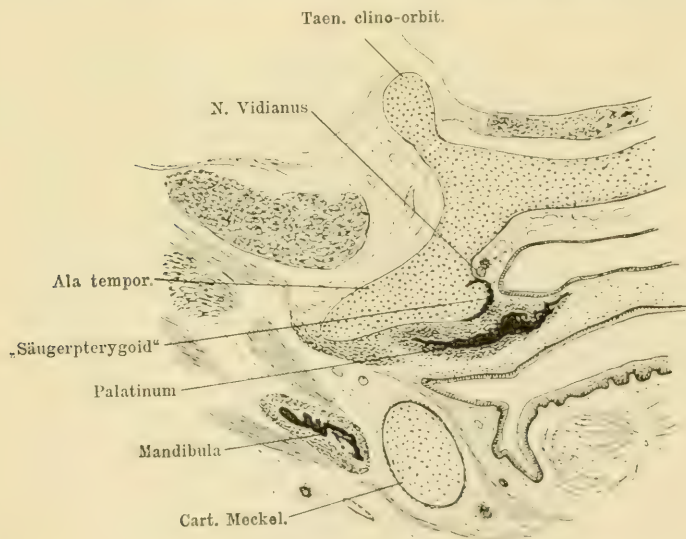


Fig. 2.

Echidna. Wie Fig. 1. Obj. 13. Schn. 12. Stelle der innigen Anlagerung des Säugerpterygoids an der Ala temporalis.

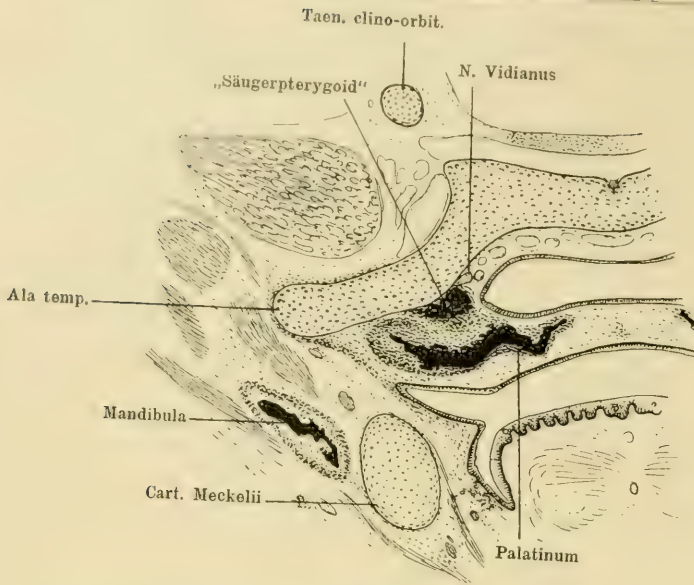


Fig. 3.
Echidna. Wie Fig. 1. Obj. 13. Schn. 7.

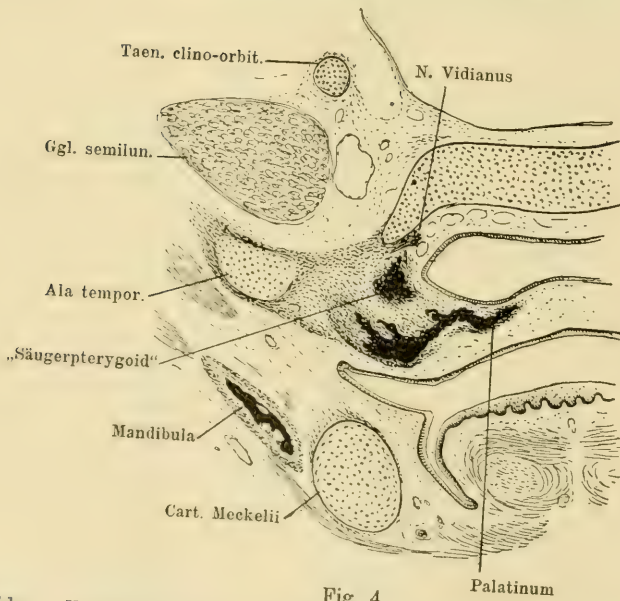


Fig. 4.
Echidna. Wie Fig. 1. Obj. 12. Schn. 19. Verlauf des N. Vidianus zwischen
primordialer Schädelbasis und Säugerpterygoid.

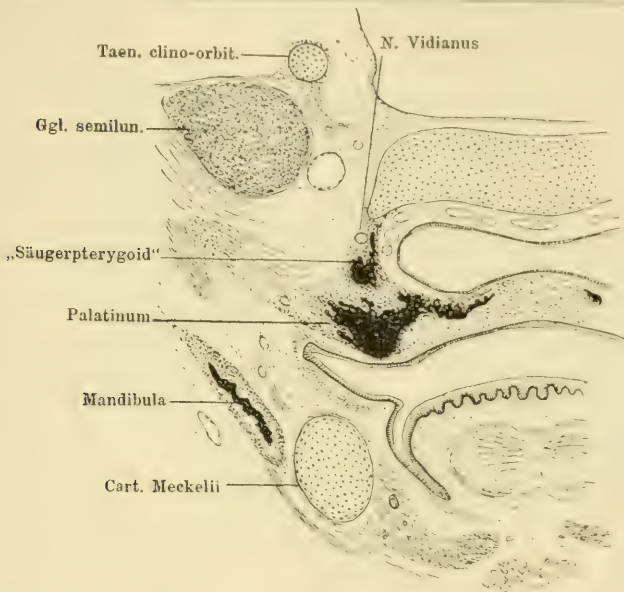


Fig. 5.

Echidna. Wie Fig. 1. Obj. 12. Schn. 15. Vorderer Teil des Säugerpterygoids.

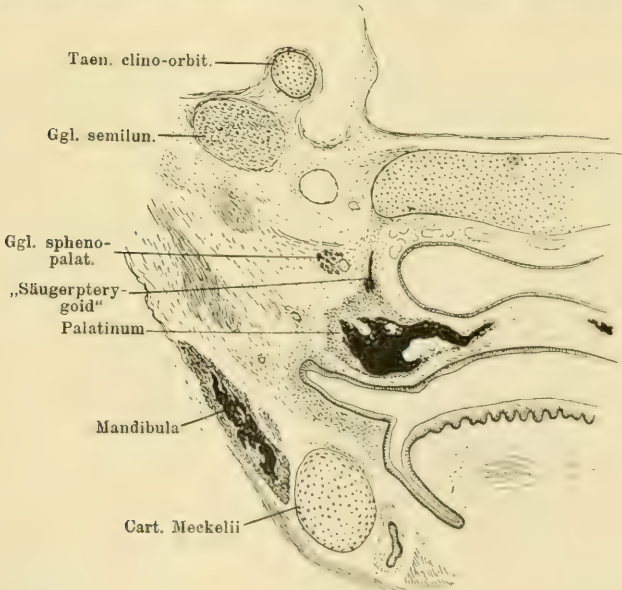


Fig. 6.

Echidna. Wie Fig. 1. Obj. 12. Schn. 9. Eintritt des N. Vidianus in das Ganglion sphenopalatinum.

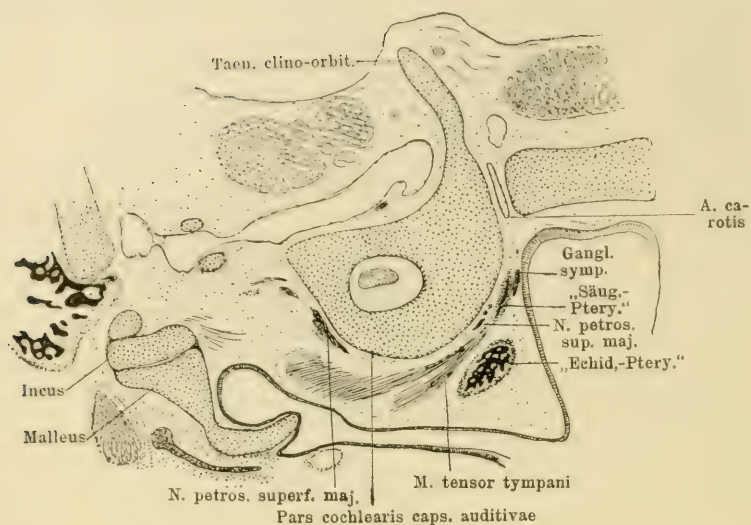


Fig. 7.

Echidna aculeata var. *typica*. Semon, Nr. 51a. Obj. 17. Reihe 1. Schn. 1. Gegend des Foramen caroticum. Hinterstes Ende des Säugeterygoids und des Echidnapterygoids.

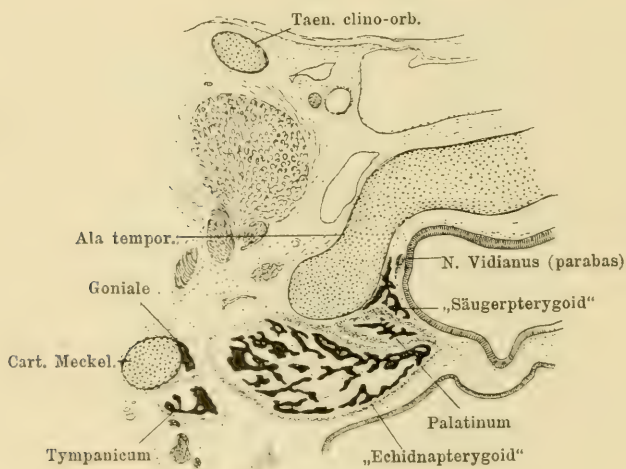


Fig. 8.

Echidna. Wie Fig. 7. Obj. 13. Reihe 2. Schn. 2. Breiteste Stelle des Echidnapterygoids unter der Ala temporalis.

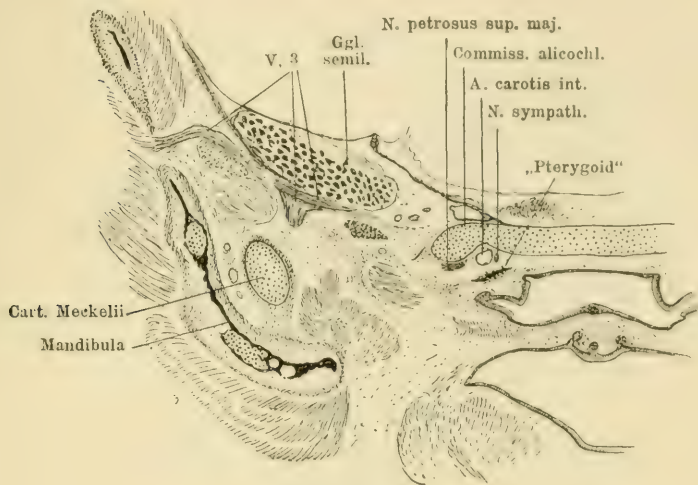


Fig. 9.

Perameles (spec.?) 38 mm lang. Hinterstes Ende des „Pterygoids“, hinter dem Foramen caroticum.

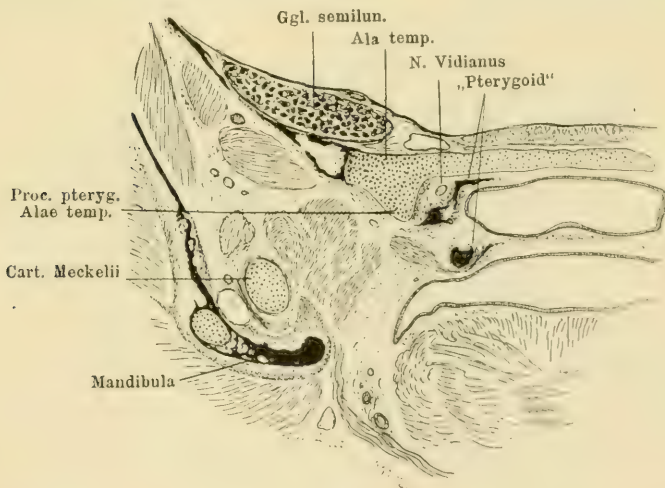


Fig. 10.

Perameles. Wie Fig. 9. „Pterygoid“ medial vom Processus pterygoideus der Ala temporalis.

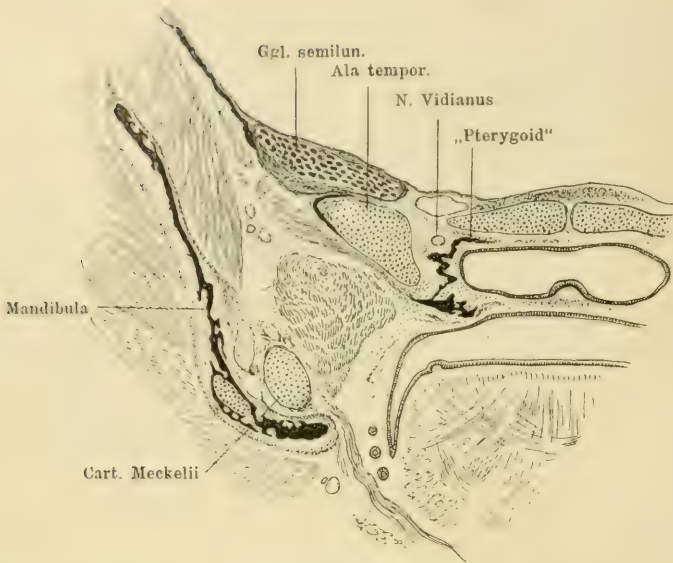


Fig. 11.

Perameles. Wie Fig. 9. Dicht vor der Wurzel der Ala temporalis.

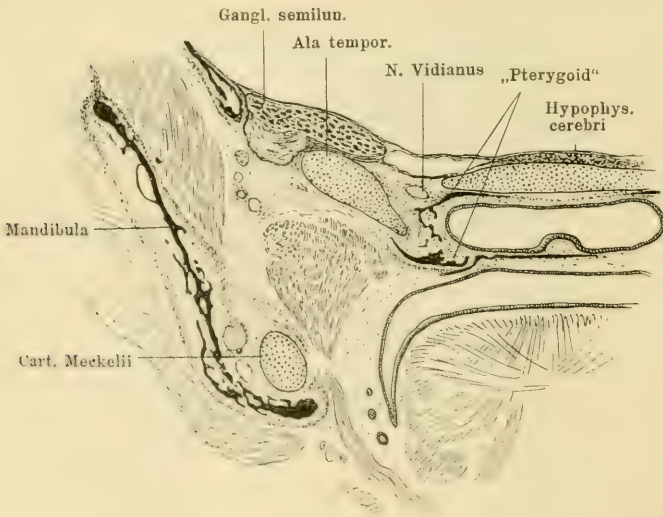


Fig. 12.

Perameles. Wie Fig. 9. Eintritt des N. Vidianus in das Cavum epiptericum.

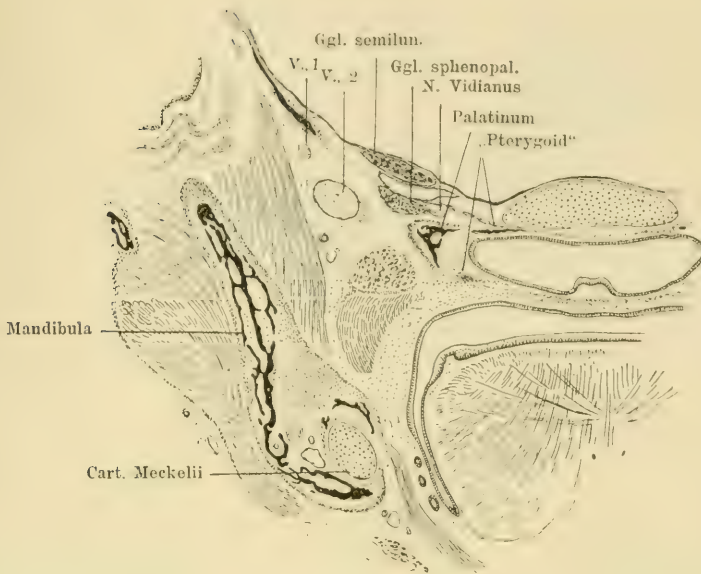


Fig. 13.

Perameles. Wie Fig. 9. Vorderster Teil des „Pterygoid“, Eintritt des N. Vidianus in das Ganglion sphenopalatinum.

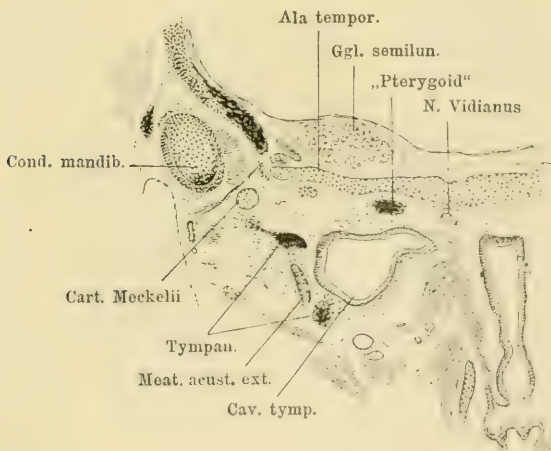


Fig. 14.

Mus musculus. Ganze Länge 44 mm. Hinterstes Ende des „Pterygoids“.

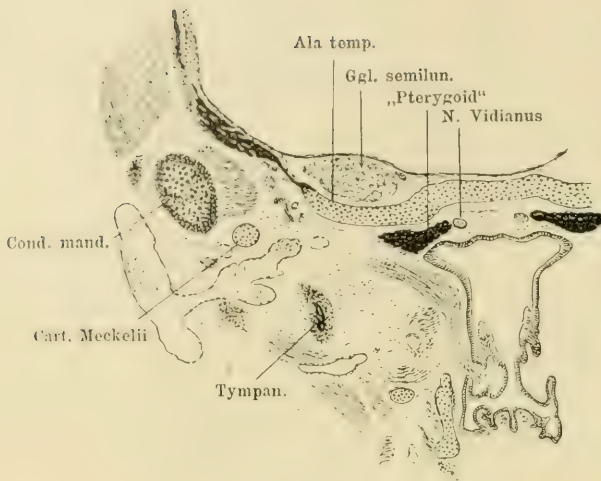


Fig. 15.

Mus. Wie Fig. 14. „Pterygoid“ an der Wurzel der Ala temporalis.

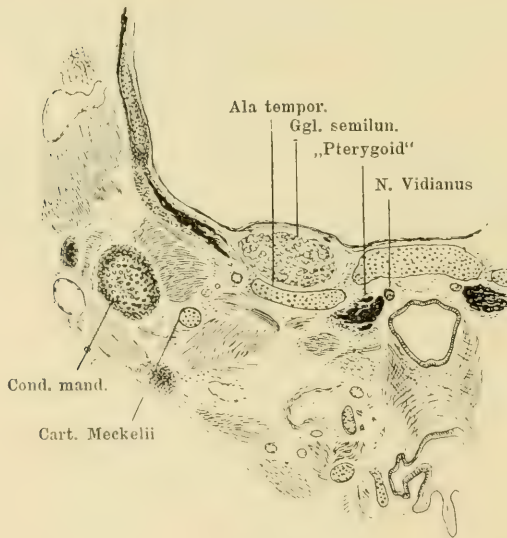


Fig. 16.

Mus. Wie Fig. 14. Vor der Wurzel der Ala temporalis.

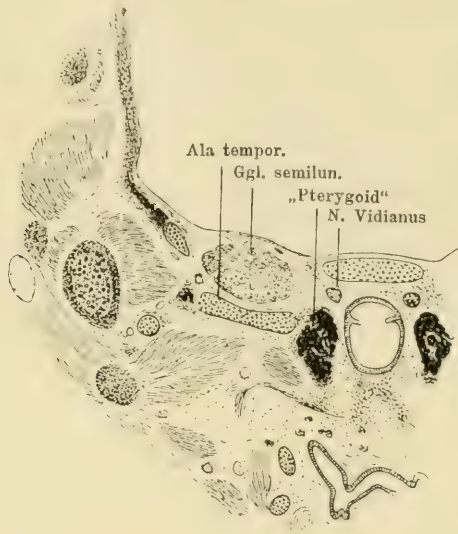


Fig. 17.

Mus. Wie Fig. 14. Vorderer Teil des „Pterygoids“, Verlauf des N. Vidianus über die dorsale Kante desselben.

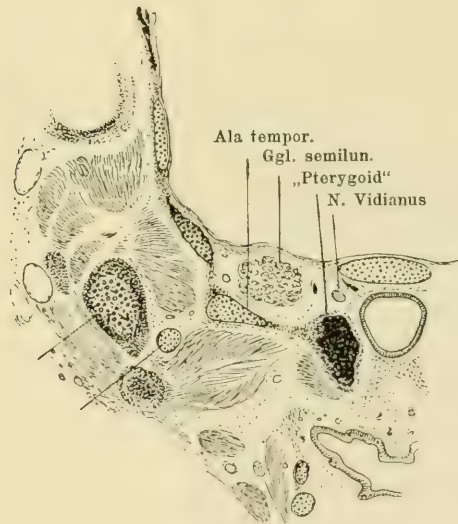


Fig. 18.

Mus. Wie Fig. 15. Vorderster Teil des „Pterygoids“.

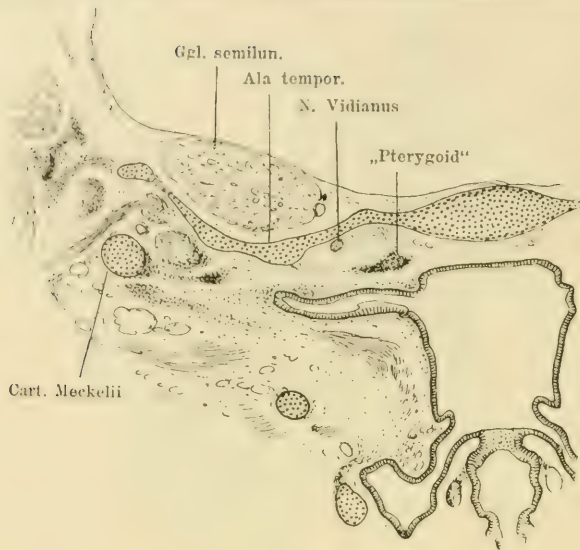


Fig. 19.

Talpa europaea, Steiss-Scheitel-Länge 27,3 mm. (Serie von Herrn Professor E. Fischer). Hinterstes Ende des „Pterygoid“ (aus knorpelähnlichem Gewebe bestehend) unter der Ala temporalis.

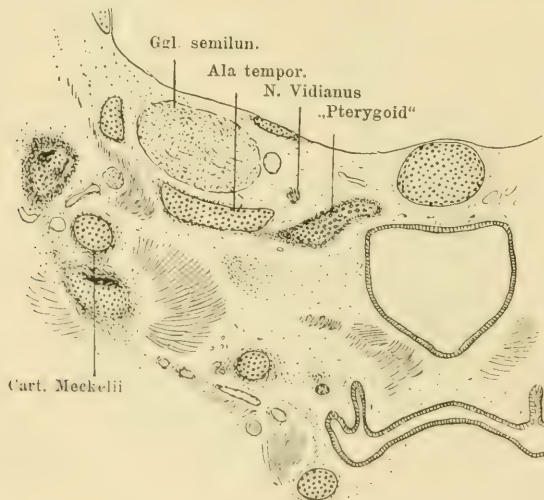


Fig. 20.

Talpa. Wie Fig. 19. Vor der Ala temporalis. Gewebe des „Pterygoids“ knorpelähnlich.

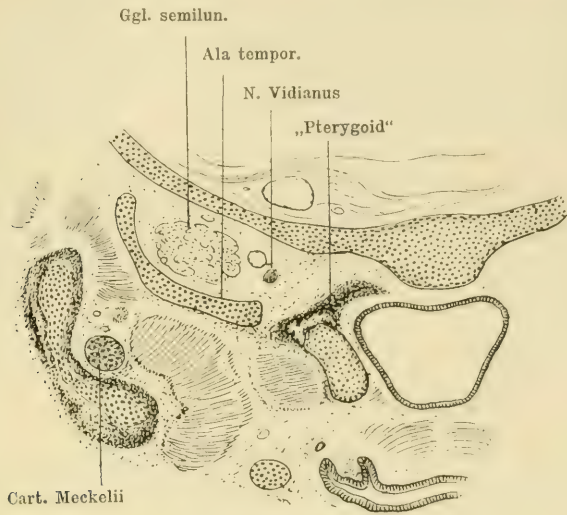


Fig. 21.

Talpa. Wie Fig. 19. „Pterygoid“ teils knöchern, teils knorpelig.

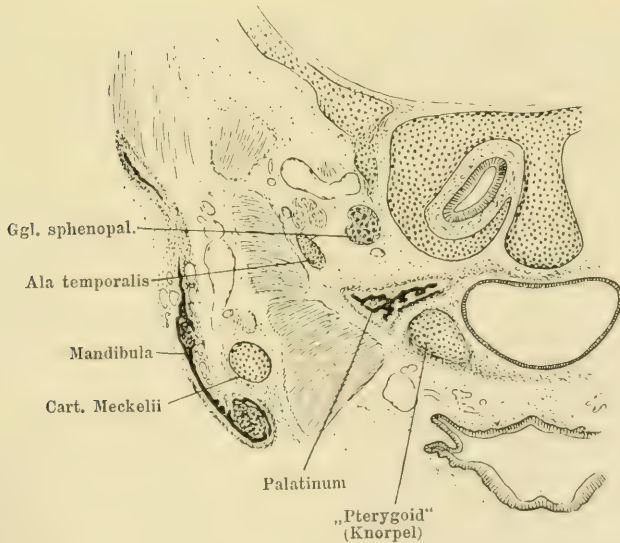


Fig. 22.

Talpa. Wie Fig. 19. Vorderes (knorpeliges) Ende des „Pterygoid“ unter dem Palatinum.

dem „Pterygoid“ der übrigen Säuger keinen Zweifel (vgl. Figg. 3 u. 151). Die Verschiedenheiten kommen zum Teil auf Rechnung des Primordialeraniums, auf die von mir selbst wiederholt behandelte Bildsamkeit desselben. Diese Bildsamkeit bedingt es, dass die einzelnen Partien des Knorpelschädels sich nicht mathematisch gegeneinander abgrenzen lassen, und dass somit auch mit den zur Verwendung kommenden Bezeichnungen

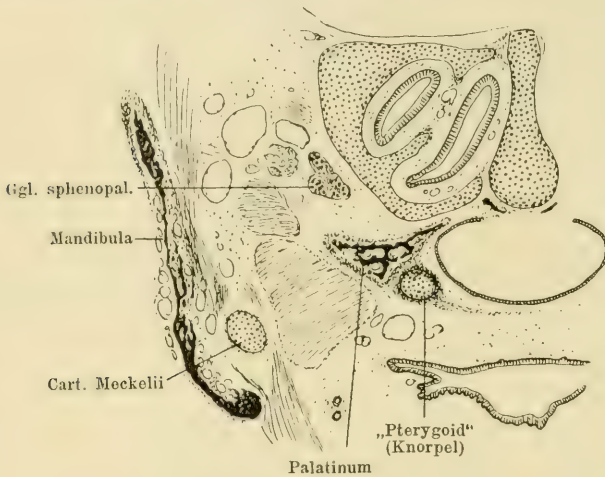


Fig. 23.

Talpa. Wie Fig. 19. Vorderstes (knorpeliges) Ende des „Pterygoids“.

gewisse Bezirke des Knorpelschädels nur ganz allgemein charakterisiert werden. So ist bei *Echidna* (Fig. 2) der Anfangsteil der Ala temporalis zunächst sehr stark von der Schädelbasis aus ventralwärts abgeknickt und biegt dann wieder scharf in den seitlichen horizontalen Teil um, wobei die Umbiegungsstelle als besonderer Höcker vorspringt. Bei *Perameles* ist nicht die ganze Ala temporalis am Abgang von der Schädelbasis ventralwärts geknickt, sondern sie zeigt sich hier nur stark verdickt und springt mit einem kräftigen Fortsatz („Processus pterygoideus der Ala temporalis“) ventralwärts vor,

während ihre dorsale Oberfläche sich in gleicher Flucht mit der der mittleren Schädelbasis lateralwärts erstreckt (Fig. 10). Talpa und Mus stehen in der Mitte zwischen beiden; bei Mus (Figg. 14, 15) ist auf dem vorliegenden Stadium ein besonderer „Processus pterygoideus“ der Ala temporalis gar nicht, bei Talpa sehr schwach ausgebildet (Fig. 19). Sehr verschieden ist auch die Lage des Foramen caroticum in bezug auf die Pars cochlearis der Ohrkapsel. Bei Echidna liegt dasselbe (wenigstens auf späteren Stadien) medial von der Schneckenkapsel, bei den anderen Formen meist verschieden weit vor ihr. In diesem Falle ist das wohl wesentlich bedingt dadurch, dass bei Echidna sich die Pars cochlearis der Ohrkapsel besonders weit nach vorn ausdehnt, d. h. dadurch, dass die Umformung der basalen Knorpelmassen zur Pars cochlearis der Ohrkapsel sich besonders weit nach vorn (auch auf das Gebiet der „Ala temporalis“) erstreckt.

Eine Verschiedenheit dieser Gegend, die ganz besonders vor einer zu schematischen schablonenmässigen Betrachtung des Knorpelschädels warnt, mag noch genauer ausgeführt sein. Bei Echidna (vergl. Fig. 6 und 7 auf Taf. 69 meiner Echidna-Arbeit) liegen die beiden Foramina carotica sehr nahe beieinander und münden in das eigentliche Cavum cerebrale cranii im Gebiet der Sella turcica ein. Lateral von einem jeden erhebt sich die Taenia clino-orbitalis, und lateral von dieser folgt ein Teil der Schädelbasis, der zunächst stark ventralwärts abfällt und dann in die horizontale Lage lateralwärts umbiegt. Caudalwärts geht diese Knorpelpartie in den Knorpel der vorderen Ohrkapselkuppel über, vorn setzt sie sich in den frei vorspringenden Teil der Ala temporalis fort. Den Grund, warum ich auch die eben geschilderte Knorpelpartie schon mit zur Ala temporalis rechne, habe ich seinerzeit angegeben (1908, p. 705): „wenn man den Begriff ‚Ala temporalis‘ bestimmt fassen und die mediale Grenze der Ala angeben will, so kann das wohl nur in der Weise geschehen, dass man ihr Gebiet von da an rechnet, wo die ursprüngliche Seitenwand des primordialen Cavum cranii an den Boden des letzteren anstösst. Bei Echidna ist diese ursprüngliche Seitenwand repräsentiert durch die Taenia clino-orbitalis, deren Abgangsstelle von der Schädelbasis somit die Grenze zwischen dem Boden des ursprünglichen Cavum cranii (dem Balkenboden) und der Ala temporalis (dem Boden des Cavum epiptericum) angibt.“ Aus dem schon erwähnten und in Fig. 7 zum Ausdruck kommenden Umstand, dass in späteren

Stadien das Foramen caroticum lateral durch die Pars cochlearis der Ohrkapsel begrenzt wird, geht hervor, dass im Laufe der Entwicklung ein ungleiches Wachstum der einzelnen Abschnitte dieser Gegend erfolgt, dass speziell die Ohrkapsel stärker nach vorn sich vergrössert gegenüber der Umgebung. In welcher Weise das zu verstehen ist, entzieht sich bisher der Beurteilung.

Im Gegensatz hierzu liegt z. B. bei dem Kaninchen (s. Voit, 1909) das Foramen caroticum wesentlich weiter lateral, so dass es nach Voit auch nicht in das eigentliche Cavum cerebrale cranii, sondern in das Cavum epiptericum einmündet. Aussen wird es begrenzt durch eine Knorpelspange (Commissura alicochlearis), die von der Ala temporalis rückwärts zum Cochlearteil der Ohrkapsel zieht (Voit, 1909, Taf. I., Fig. 1). Denkt man sich diese Knorpelspange weg, so erhält man einen Zustand, wie ihn das Primordialeranium vom Schwein (Decker, 1883; Mead, 1909) oder das vom Menschen in späteren Stadien zeigt. Dass die Commissura alicochlearis in früheren Stadien des menschlichen Knorpelschädels vorhanden ist, hat u. a. Jakoby (1895) beschrieben. Fehlt sie, wie beim Schwein, so entspringt die Ala temporalis an der medianen Knorpelmasse der Orbitotemporalregion mit einem dünnen Stiel, Processus alaris (Hannover, 1880), und die Carotis tritt hinter diesem Stiel aufwärts, ohne ein abgeschlossenes Foramen zu passieren. Bei Talpa (E. Fischer, 1901; Noordenbos, 1905) liegt das Foramen caroticum womöglich noch weiter lateral als beim Kaninchen; durch die Ausbildung einer sehr grossen Fissura basicochlearis anterior erscheint diese Gegend noch weiter kompliziert.

Diesen auf die Säuger bezüglichen Angaben wäre noch hinzuzufügen, dass bei den Nichtsäugern die Foramina carotica ähnlich wie bei Echidna näher aneinander liegen und in das eigentliche Cavum cerebrale cranii einmünden. Bei Lacerta sind sie meist mit der Fenestra hypophyseos zusammengefloßen, deren lateral-hintere Zipfel bildend (Gaupp, 1900, 1902).

Wie diese Verschiedenheiten zu deuten sind, lässt sich zurzeit mit Sicherheit noch nicht sagen. Als ich (1902) sie zuerst mit Rücksicht auf die Frage nach der Bedeutung der Ala temporalis behandelte, ging ich von der Vorstellung aus, dass das Foramen caroticum eine gegebene Grösse sei, von der aus man weitergehen könne. Demnach rechnete ich bei den Säugern das Gebiet der Ala temporalis erst von der lateralen Begrenzung des Foramen caroticum an, d. h. also bei Formen wie Lepus, von der Commissura alicochlearis an, und erklärte daraufhin folgerichtig den „Processus alaris“ als noch zu der medianen Knorpelmasse an der Basis der Orbitotemporalregion gehörig: „er erscheint als ein lateraler Fortsatz der basisphenoidalen Knorpelmasse nur infolge des Schwundes der Knorpelbrücke, die ursprünglich das Foramen caroticum nach aussen abschliesst.“ (Gaupp, 1902, p. 164). Bei dieser Auffassung wäre für die Säuger eine sehr starke

Verbreiterung des zwischen beiden Carotidenlöchern gelegenen Schädelbodens anzunehmen gewesen.

Ein neues Moment für die Beurteilung ergab sich aus der Entwicklung des Echidna-Schädels (1908). Es zeigte sich, dass hier bei Echidna an der Basis der Orbitotemporalregion Knorpelgebilde zur Entstehung kommen, die nach ihrer Lage zu der Hypophyse und den inneren Carotiden den Trabekeln der niederen Wirbeltiere vergleichbar sind, also lateral von den Carotiden liegen, und die erst durch sekundäre Verschmelzung untereinander den Boden der Sella turcica bilden. Im Anschluss hieran kam ich aufs neue auf die verschiedene Lage des Foramen caroticum zurück und stellte meiner früheren Ansicht, nach der man ja in der Commissura alicochlearis die lateralwärts verschobene Trabecula sehen musste, die andere gegenüber, dass sich bei den ditremen Säugern nur die Durchtrittsstelle des Gefäßes lateralwärts verschoben, d. h. eine Art „Durchschneidung“ des Skeletbodens durch das Gefäß stattgefunden habe. Nach dieser Auffassung wäre also die Lage des Carotisloches bedeutungslos für die Grenzbestimmung der Ala temporalis, und es müsste auch schon der Processus alaris, resp. bei geschlossenem For. caroticum, die Knorpelspange, die das letztere vorn begrenzt, der Ala temporalis zugerechnet, d. h. auf den Processus basiptyergoideus der Reptilien zurückgeführt werden. Diese letztere Vorstellung, dass der Processus alaris bereits zur Ala temporalis gehört, vertritt mit Bestimmtheit auch Voit (1909, s. 551 u. ff.), und zwar auf Grund der Bestimmung der Ansatzlinie der primären Schädelseitenwand. Für die verschiedene Lage des Carotisloches gibt aber Voit eine andere Erklärung als ich. Danach ist das Foramen caroticum der ditremen Säuger gar nicht homolog dem For. caroticum der Sauropsiden und von Echidna, und die durch dasselbe hindurchtretende Verlaufsstrecke der Carotis gar nicht auf die ursprüngliche Carotis (der Sauropsiden) zurückzuführen, sondern eine neue, auf dem Wege der Anastomosenbildung entstandene Gefäßbahn. (Die ursprüngliche, durch das primäre Foramen caroticum hindurchtretende Gefäßsstrecke der Sauropsiden wäre bei den ditremen Säugern als obliteriert anzusehen.) Voit hebt dabei besonders hervor, dass das Foramen caroticum der Sauropsiden in das primäre Cavum cerebrale cranii, das der ditremen Säuger aber in das Cavum epiptericum einmünde, und dass beim Kaninchen die Carotis auch erst eine Strecke weit in dem Cavum epiptericum vorwärts verlaufe, um dann erst unter Durchbohrung der Dura in das primäre Cavum cranii einzutreten. Nach dieser Auffassung wäre die Commissura alicochlearis der ditremen Säuger eine Neubildung der letzteren, denn es müsste natürlich angenommen werden, dass jene kollaterale Gefäßsstrecke bei den Reptilien hinter dem Processus basiptyergoideus aufwärts in das Cavum epiptericum eintrat, — durch die hier befindliche weite Lücke, — und dass somit ihr Einschluss in ein auch lateral begrenztes Foramen durch Ausbildung der Commissura alicochlearis ein sekundäres Verhalten darstelle.

Dieser Gedankengang von Voit ist gewiss sehr einleuchtend; wenn ich mich ihm einstweilen nicht anschliessen kann, so veranlassen mich dazu zwei Gründe: 1. finde ich bei Mus wie bei Talpa, dass die Carotis, nachdem sie durch das For. caroticum hindurchgetreten ist, sofort unter Durchbohrung der Dura in das eigentliche Cavum cerebrale cranii eindringt — was recht gut zu der Vorstellung stimmt, dass das Gefäss aus einer früher mehr medialen Lage sich lateralwärts verschoben habe; 2. war es mir bisher nicht möglich bei den Reptilien jenes kollaterale Gefäss der Carotis aufzufinden, auf das die neue Carotis-Bahn der ditremen Säuger zurückzuführen wäre. So möchte ich doch noch an der Verschiebungs-Theorie festhalten. Die Lage des Carotisloches ist danach ohne Bedeutung für die Grenzbestimmung der Ala temporalis; auch der „Processus alaris“ ist der letzteren schon zuzurechnen.

Im übrigen ist damit die ganze Frage noch nicht erledigt. Wenn man bei Echidna die Ansatzlinie der primären Schädelseitenwand an der Basis als Grenze des mittleren Basis-Gebietes gegen die Ala temporalis nimmt, so ergibt sich, wie oben gezeigt, dass die Ala temporalis eine Knorpelplatte von recht beträchtlicher Ausdehnung darstellt. Und auch bei den übrigen Säugern muss, wofern man an die Verlagerung des Foramen caroticum glaubt, eine ähnliche breite Knorpelplatte wie bei Echidna als Ala temporalis vorausgesetzt werden. Die Commissura aliochlearis wäre dann ihre letzte aussen von der Carotis stehende gebliebene Randpartie, ihr Fehlen bei Sus secundär. Wie wäre dann diese breite Ala temporalis mit dem schlanken Processus basiptyergoideus der Saurier in Vergleich zu setzen? Hat sich der letztere verbreitert oder schliesst das Verhalten bei den Säugern an einen primitiveren Zustand an? Die Möglichkeit zu der letzteren Annahme liegt vor, denn nach der von Veit (1907) begründeten Auffassung ist der Processus basiptyergoideus auf den Orbitalboden der Selachier, also auf eine breite Knorpelplatte, zurückzuführen, und tatsächlich bildet er ja bei Lepidosteus eine recht ausgedehnte breite Platte. Auch bei Schildkrötenembryonen finde ich einen Processus basiptyergoideus von sehr breiter Plattenform (s. Abschnitt 5). Nach dieser Auffassung würde das Verhalten der Ala temporalis bei den Säugern an einen Zustand anzuschliessen sein, der primitiver ist als der durch den schlanken Processus basiptyergoideus der Saurier repräsentierte, und dieser letztere selbst wäre aus einer breiten Platte hervorgegangen. Wie weit diese Auffassung begründet ist, darüber werden erst weitere Untersuchungen volle Klarheit verschaffen müssen.

Einige Verschiedenheiten in den topographischen Beziehungen des Säuger-Pterygoids kommen wohl auf Rechnung des Knochens selbst, auf Unterschiede in der rostralen und caudalen Ausdehnung desselben. Dass das „Säuger-Pterygoid“ solche

zeigt, lässt sich aus dem Vergleich erwachsener Säugerschädel leicht feststellen. Es dehnt sich über das Gebiet der Wurzel der Ala temporalis hinaus verschieden weit nach vorn aus und zeigt sich hier am Knorpelschädel ventral von der Lücke zwischen der verschmälerten Schädelbasis und dem ventralen Rande des Hauptteiles der Ala temporalis, zugleich eine feste Seitenwand für den Ductus nasopharyngeus bildend. Die Abbildungen von *Perameles* (9—13) und *Talpa* (19—23) zeigen das ebenso wie die von *Echidna* (Fig. 1—6). Bei *Talpa* ist die Erstreckung in rostraler Richtung besonders gross; das vordere Ende des „Pterygoids“ liegt medial-ventral vom Palatinum unterhalb der hinteren Kuppel der Nasenkapsel. In dieser Hinsicht zeigt unter den von mir untersuchten Säugern *Talpa* die meiste Ähnlichkeit mit *Echidna*¹⁾. Auch caudalwärts kann sich das „Pterygoid“ als horizontale Platte weit an der Schädelbasis erstrecken: die Ausdehnung bis in das Gebiet ventral von dem

¹⁾ Eine Besonderheit des „Pterygoids“ von *Talpa* ist, dass es in sehr grosser Ausdehnung knorpelig präformiert ist, wie aus der Darstellung von E. Fischer hervorgeht. Im übrigen ist die im grösseren oder geringeren Umfang stattfindende knorpelige Präformation des Knochens schon länger und für verschiedene Säuger beschrieben (Hannover 1880; Graf Spee 1896; Winęza 1896; E. Fischer 1901, 1903; Fawcett 1905; Gaupp 1905). Dass diese Knorpelbildung mit der im Unterkiefer der Säuger auf eine Stufe zu stellen, d. h. als sekundäre Knorpelbildung bei der Entstehung eines Deckknochens aufzufassen ist, deutete ich schon 1901 (S. 921, Anm.) an und sprach es bestimmter 1905 (1905a, S. 296) aus, zugleich darauf hinweisend, dass bei *Echidna* diese Knorpelbildung im Säugerpterygoid ebenso fehlt wie die im Dentale. Auch Fawcett (1905) vergleicht die Knorpelbildung im Säugerpterygoid der im Dentale der Säuger. Demgegenüber führt Fuchs, der die Entwicklung des „Pterygoids“ beim Kaninchen untersuchte und hier zunächst selbständige Entstehung des Knorpels und des Knochens fand, den Knorpel auf die Pterygopalatinspange des Palatoquadratus und nur den Deckknochenanteil auf das Pterygoid der Nonmammalia zurück. Das „Säugerpterygoid“ ist nach ihm ein Mischknochen, hervorgegangen aus der Vereinigung eines Deckknochens und eines knorpelig präformierten oder Knorpelknochens. Die Vorstellung, dass an der Bildung der Lamina medialis des Processus pterygoideus oss. sphe. die Pterygopalatinspange des Palatoquadratus beteiligt sei, ist schon von Sutton (1884) vertreten worden; ob sie zutreffend ist, bleibe einstweilen dahingestellt. Mir ist sie sehr zweifelhaft.

Foramen caroticum, die der Knochen bei *Echidna* zeigt, findet sich z. B. auch bei *Perameles*, sowie bei *Acrobates pygmaeus*.

Ich bitte endlich noch, die Fig. 8, die Abbildung eines Schnittes aus der Serie 51a von *Echidna*, mit der Fig. 14 von Fuchs zu vergleichen, die das „Pterygoid“ von *Didelphys* zeigt: die Ähnlichkeit zwischen diesem und dem von mir bei *Echidna* gefundenen Knochen springt ohne weiteres in die Augen ebenso wie beim Vergleich der Figg. 3 und 15.

Somit gleicht dieser von mir an der Schädelbasis von *Echidna* aufgefundene Knochen nach seiner Topographie zum neuralen Schädel ganz dem „Pterygoid“ der übrigen Säuger, und schon hiernach erscheint mir seine Identität mit dem letzteren ausser aller Frage.

Eine weitere Übereinstimmung fand ich in der Verwachsung des Knochens mit dem Sphenoidale, die bei *Echidna* wie bei manchen anderen Säugern und auch beim Menschen erfolgt. So sind denn auch im erwachsenen Zustand die Dinge sehr ähnlich: auch bei *Echidna* wird die „mediale Lamelle des Flügelfortsatzes“ durch einen selbständig entstandenen Deckknochen gebildet — ganz ähnlich wie beim Menschen, nur dass bei *Echidna* die „laterale Lamelle“ wesentlich durch den abwärts gerichteten Anfangsteil der Ala temporalis selbst hergestellt wird. Dass diese Übereinstimmung an sich von geringerer Bedeutung ist, liegt auf der Hand.

Endlich zeigte ich, wie auch das Verhalten des N. Vidianus oder, wie ich ihn zu nennen vorschlug, des N. parabasalis (= N. petrosus superficialis major plus N. petrosus profundus) zu dem in Rede stehenden Knochen in Einklang steht mit der Auffassung, dass der letztere dem „Pterygoid“ der übrigen Säuger identisch ist, trotz der beim ersten Blick erkennbaren Abweichung. Auf späteren Stadien von *Echidna* verläuft nämlich der genannte Nerv, nachdem er unterhalb des Foramen caroticum aus der Vereinigung des N. petrosus superficialis

major mit einem sympathischen Ganglion hervorgegangen ist (s. meine Darstellung in der Echidna-Arbeit, 1908, S. 629), zunächst medial von dem „Säuger-Pterygoid“ nach vorn (Fig. 1 bis 3), um erst vor der Ala temporalis durch ein in jenem Knochen gelegenes „Foramen parabasale“ quer lateralwärts zu dem Ganglion sphenopalatinum zu treten (Fig. 24). Eine im Anschluss an diesen zunächst auffallenden Befund vorgenommene Untersuchung über das Verhalten des Nerven bei anderen

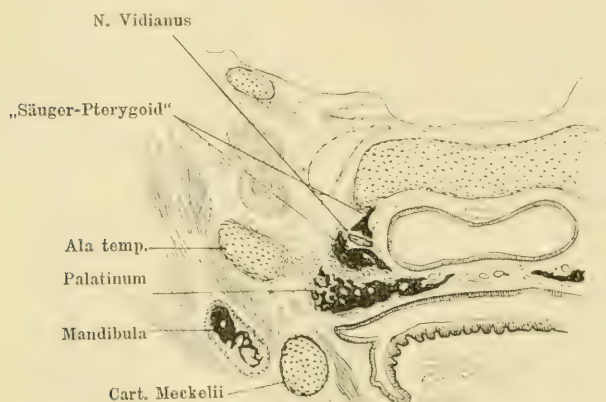


Fig. 24.

Echidna aculeata var.-typica. Semon, Nr. 50. Obj 3, Reihe 3, Schnitt 5. Vorderer Teil des „Säugerpterygoids“ mit dem Foramen für den N. Vidianus.

Säugern ergab — worauf bisher wohl nicht geachtet worden war —, dass im Verhalten des Nerven bei den verschiedenen Säugern tatsächlich Verschiedenheiten bestehen, zeigte zugleich aber auch, wie diese in Einklang miteinander zu bringen seien.

Zusammenfassend sagte ich (S. 745): „Den gleichen Verlaufstypus des N. parabasalis zeigen, wie ich feststellen konnte, auch manche placentale Säuger, z. B. *Mus musculus*, nur dass hier, wenigstens in den von mir untersuchten Embryonalstadien, der Nerv schliesslich zwischen der primordialen Schädelbasis und dem dorsalen Rande des Knochens, also über den letzteren hinweg, lateralwärts tritt, statt ihn

zu durchbohren. Das gleiche ist aber auch bei *Echidna* in frühen Embryonalstadien der Fall, wodurch sich das geschlossene Foramen parabasale als der sekundäre Zustand ergibt. Demgegenüber steht dann der zweite Verlaufstypus des N. parabasalis s. Vidianus, der sich bei *Didelphys*, *Canis*, *Equus*, *Homo* findet und dadurch gekennzeichnet ist, dass der Nerv zwischen dem Parasphenoid und der primordialen Schädelbasis nach vorn verläuft. In diesem Falle braucht er den Knochen nicht zu durchbohren, da er von vornherein, d. h. vom hinteren Ende des Knochens an, lateral von dem letzteren liegt. Es besteht dann, wie das ja vom Menschen her bekannt ist, ein längerer Canalis parabasalis zwischen primordialer Schädelbasis und dem anlagernden Deckknochen (Parasphenoid), jener Kanal, der in der Literatur auch promiscue als Canalis pterygoideus oder Canalis Vidianus bezeichnet wird. Beide Verlaufstypen lassen sich unschwer miteinander verknüpfen, und es ist mir gar keine Frage, dass die Untersuchung einer grösseren Anzahl von Säugern auch die Übergangszustände nachweisen wird. Das Endziel des Nerven ist immer das Gebiet der Flügelgaumengrube, in der das Ganglion sphenopalatinum liegt; zu diesem gelangt er, indem er an der Schädelbasis medial von der Wurzel des Processus pterygoideus der Ala temporalis von hinten nach vorn zieht. Diese Beziehungen sind gegeben; variabel ist nur das Verhalten zu dem Deckknochen, der an der Schädelbasis dieser Gegend entsteht.“ . . . „Eine darauf gerichtete Untersuchung wird natürlich vor allem auch nach den Gründen zu fragen haben, die der verschiedenen Verlauf des Nerven bedingen; besonders dürfte auf solche Momente zu achten sein, die den hinteren Teil des Nerven in mehr lateraler oder mehr medialer Lage festzuhalten geeignet sind.“

In meiner vorhergehenden Mitteilung im Anatomischen Anzeiger (1905) hatte ich zu der Bemerkung über *Mus musculus* noch hinzugesetzt: „Auch beim Kaninchen verläuft der Nerv medial von dem Pterygoid, zwischen ihm und der Schleimhaut (W. Krause, 1884)“. Diese Bemerkung liess ich in der ausführlichen *Echidna*-Arbeit fort, weil ich mich an den Serien von Herrn Kollegen Voit überzeugen konnte, dass die Krausesche Angabe nicht genau ist. Voit hat selbst beschrieben (1909, S. 594), dass auch beim Kaninchen der Nerv dorsal von dem Deckknochen verläuft. Beides hat Fuch^s nicht beachtet, und so schildert er die von Voit beschriebene Tatsache noch einmal. Das mag hingehen; bedenklicher sind einige andere Punkte der Fuch^sschen Ausführungen. Zu-

nächst erlaubt er sich seiner Schilderung vom Kaninchen hinzuzusetzen, dass die Sache bei der Maus wohl ebenso sein werde. Demgegenüber bemerke ich, dass ich seinerzeit, wie aus den oben zitierten Worten hervorgeht, die auf die Maus bezüglichen Angaben auf Grund eigener Beobachtungen machte und dass ich sie für die „von mir untersuchten Embryonalstadien“ durchaus aufrecht erhalte. Zur Bekräftigung mögen die Figg. 14 bis 18 dienen. Sie zeigen zugleich, dass, da der Nerv über den dorsalen Rand des „Pterygoids“ hinwegtritt, es nur eines geringen Weiterwachsens des Knochens an seinem dorsalen Rande bedürfte, um den Nerven ganz in den Knochen einzuschliessen. Fuchs wird sich also wohl mit der Tatsache abfinden müssen, dass, was für das Kaninchen gilt, nicht ohne weiteres auf andere Säuger, ja nicht einmal auf andere Nager übertragen werden kann, und dass es nicht angängig ist, nur auf Grund dieser irrigen Vorstellung die Angaben anderer anzuzweifeln.

Er wird auch, wenn er sich die Sache einmal genauer überlegt, finden, dass es von seinem Standpunkte aus unklug war, das Vorhandensein gerade dieses bei der Maus anzutreffenden Verhaltens in Zweifel zu ziehen, denn wenn das „Säuger-Pterygoid“ wirklich dem Reptilien-Pterygoid entspricht, wie früher geglaubt wurde und Fuchs für richtig hält, so muss es sich von lateral her an die Schädelbasis vorgeschoben und so die Beziehungen zu dem N. Vidianus erst secundär erlangt haben, und gerade ein Verhalten wie bei der Maus wäre dann sehr erwünscht, da es wohl mit Recht als ein primitiver Zustand aufgefasst werden könnte (s. Abschnitt 4).

Die Figg. 14—18 bieten nun aber ferner noch bezüglich des Nerven eine in die Augen springende Übereinstimmung mit den Figg. 1—6 von Echidna. Auch hier, noch auf Stad. 48 a, läuft der Nerv schliesslich über den dorsalen Rand des Knochens hinweg, wie ich das schon in meiner Echidna-Arbeit geschildert

und abgebildet habe ¹⁾. Und hier bei *Echidna* findet auf späteren Stadien tatsächlich das statt, was oben nur hypothetisch als Möglichkeit angedeutet war: der Nerv wird von dem Knochen, und zwar von dem dorsalen Rande desselben aus umwachsen und durchsetzt demnach den letzteren später durch das Foramen parabasale (Fig. 24). Bei anderen Säugern ist etwas Ähnliches bisher nicht beschrieben worden, — womit aber noch nicht ausgeschlossen ist, dass es doch noch bei dieser oder jener Form vorkommt.

Dass Fuchs diesen Tatsachen und Überlegungen, die sich ja eigentlich alle schon in meiner *Echidna*-Arbeit, wenn auch in kürzerer Ausführung finden, ablehnend gegenübersteht, ist mir unbegreiflich. Aber tatsächlich verhält es sich so. Fuchs behauptet (S. 76), dass es bei einem Verhalten, wie das Kaninchen es zeigt, niemals zu einer Durchbohrung des „Pterygoids“ seitens des Nerven kommen könnte, und er fügt hinzu: „Dasselbe dürfte auch für alle anderen *Mammalia ditremata* gelten.“ Wie Fuchs eine derartige Behauptung begründen will, ist mir unerfindlich. Selbst für das Kaninchen wäre es doch sehr gut denkbar, dass der Nerv, der doch (vergl. die Figg. 7 und 37 von Fuchs) über das Pterygoid hinwegtritt, von dem letzteren umwachsen würde. Warum sollte denn das absolut unmöglich sein? Fuchs legt doch sonst so grossen Wert darauf, dass das Verhalten von Nerven zu Knochen Veränderungen unterworfen ist, dass ein Nerv bei einer Form von einem Knochen umwachsen werden kann, während er bei anderen Formen ausserhalb desselben bleibt — warum sollte das auf einmal für das „Pterygoid“ nicht gelten? Bei einer Form, wo, wie beim Kaninchen, die Verlaufsrichtung des Nerven

¹⁾ Da auf der Serie 48, die nicht gar so sehr viel älter ist als 48a, der Nerv schon ganz tief in den Knochen eingeschlossen ist, so scheint es sich bei 48a um eine etwas verzögerte Entwicklung zu handeln. Sicherlich entspricht aber der Verlauf des Nerven über den dorsalen Rand des Knochens dem jüngeren Zustand.

über dem „Pterygoid“ wesentlich sagittal ist, würde in diesem Falle je nach der Ausdehnung der Umwachsung ein längerer oder kürzerer Kanal in dem Knochen zustande kommen, während bei einer Form wie Mus, wo der Nerv erst eine längere Strecke medial von dem Knochen verläuft und dann lateralwärts über den Knochen abbiegt, mehr ein einfaches Foramen entstehen würde, wie es eben bei Echidna tatsächlich der Fall ist. Am Schlusse seines Aufsatzes stellt Fuchs selbst eine Anzahl von Beispielen zusammen, die das verschiedene Verhalten desselben Nerven zu demselben Skeletteil bei verschiedenen Formen illustrieren sollen — hier aber heisst es von dem Verhalten des N. parabasalis des Kaninchens zum „Pterygoid“ diktatorisch: „Auf keinen Fall können diese Verhältnisse mit dem bei Echidna zwischen dem angeblich neuen Knochen und dem Nervus palatinus bestehenden Verhältnis . . . verglichen werden.“ Diese Logik mögen andere verstehen. Und ganz seltsam klingt es, wenn Fuchs, nachdem er eben die Umwachsung des N. Vidianus durch das Pterygoid als Unmöglichkeit erklärt hat, im Anschluss daran auseinandersetzt, wie eine solche Umwachsung durch das Palatinum sehr wohl zustande kommen könne, wenn dasselbe sich weiter caudalwärts erstreckte. Dem Palatinum wird also gestattet, was dem Pterygoid verweigert wird. Dabei hat Fuchs wieder nicht beachtet, dass das, was sich bei Echidna wirklich verfolgen lässt, seiner Hypothese nicht entspricht, sondern im Gegenteil, durchaus zugunsten meines Vergleiches gedeutet werden muss. Der umstittene Knochen wächst gar nicht von vorn her caudalwärts vor, und umwächst also auch nicht mit seinem caudalen Rande den Nerven, sondern er wächst von der Gegend der Ala temporalis aus nach vorn, und umwächst dann mit seinem dorsalen Rande den über ihm gelegenen Nerven. Das steht alles im Widerspruch zu der Fuchsschen Vorstellung, dass der Knochen die selbständig gewordene Pars perpendicularis

palatini sei, entspricht dagegen durchaus meiner Auffassung, dass er dem „Säuger-Pterygoid“ homolog ist. Vermutlich hat eben Fuchs meine Angaben über das Verhalten des N. Vidianus bei *Echidna* auf jüngeren Stadien überhaupt nicht gelesen; er könnte sonst nicht behaupten (S. 75), dass der Nerv „ohne jegliche Beziehungen zur primordialen Schädelbasis“ sei. Diese Beziehungen sind ursprünglich bei *Echidna* ebenso wie bei anderen Säugern vorhanden.

Im Anschluss hieran mögen einige den N. Vidianus (N. parbasalis) und seine Komponenten, den N. petrosus superficialis major und den N. petrosus profundus, betreffende spezielle Tatsachen, wie ich sie bei den Embryonen verschiedener Säuger finde, zusammengestellt sein.

Bei *Echidna* (Stad. 51 a von Semon) zieht der N. petrosus superficialis major vom Ganglion geniculi aus am lateralen Umfang der Schneckenkapsel herab, umgreift diese an ihrer Unterseite, wobei er zugleich in etwas caudalwärts gerichtetem Verlaufe über die Dorsalfläche des M. tensor tympani hinwegzieht (Fig. 7) und gelangt dann am Hinterrande dieses Muskels vorbei an die Medialfläche des hintersten Endes des „Säugerpterygoid“, zwischen diesen Knochen und die Schleimhaut des Ductus nasopharyngeus. Hier verbindet er sich mit einem neben der A. carotis gelegenen Ganglion (Fig. 7) und zieht dann medial von dem „Säugerpterygoid“ weiter nach vorn bis zu dem Foramen des letzteren Knochens, durch das hindurch er lateralwärts in die vordere kanalartige Verlängerung der mittleren Schädelgrube zu dem hier gelegenen Ganglion sphenopalatinum tritt (s. meine Arbeit über den *Echidnaschädel*, S. 617, S. 629, S. 705).

Bei *Perameles* (Embryonen von 38 mm und 42 mm Länge) verhält sich der N. petrosus superficialis major im Prinzip ganz gleichartig wie bei *Echidna*; ein Unterschied ist nur bedingt durch die geringe Ausdehnung der Schneckenkapsel in rostraler Richtung. Der Nerv zieht vom Ganglion geniculi aus um den lateral-vorderen Umfang der Schneckenkapsel herum ventralwärts und gelangt so an die Unterfläche der Commissura alicochlearis, an der er medialwärts zu der Gegend unter dem Foramen caroticum zieht. Aus der hier erfolgenden Verbindung mit dem Sympathicus geht dann der N. Vidianus (parbasalis) hervor, der an der Schädelbasis weiter nach vorn verläuft. Auch in dem Verhalten des Petrosus superficialis major zur Commissura alicochlearis (bei *Perameles*) und zum vordersten Teil der Schneckenkapsel (bei *Echidna*) prägt sich somit das aus, was oben schon aus der Lage des Foramen caroticum gefolgert wurde: bei *Echidna* hat die Umformung zur Ohrkapsel auch den Knorpel ergriffen, der bei *Perameles* die Commissura alicochlearis bildet. Eine grössere Abweichung

von dem Verhalten bei *Echidna* zeigt aber bei *Perameles* das Verhalten des N. Vidianus zum „Pterygoid“. Der Nerv tritt von lateral her sofort auf die Dorsalfäche des Knochens und zieht hier weiterhin nach vorn, zwischen dem Knochen und der Basis des Primordialschädels liegend (Fig. 9 und 10). Vor der Wurzel der Ala temporalis gelangt er dann durch das Gebiet der sehr weiten Fissura orbitalis superior (d. i. der grossen Spalte zwischen Ala temporalis und Ala orbitalis) in die Regio pterygopalatina, d. h. den hinteren Winkel der Orbita, zu dem hier gelegenen Ganglion sphenopalatinum (Figg. 11—13). Diese letztere Differenz erklärt sich aus der Besonderheit des Echidnaschädels: „man kann geradezu sagen, dass bei *Echidna* noch ein Teil des Gebietes der Fossa pterygopalatina zu der mittleren Schädelgrube hinzugezogen ist“ (Gaupp, 1908, S. 705).

Bei *Talpa* sind die Verhältnisse ähnlich wie bei *Perameles*; E. Fischer (1901, S. 505) hat sie bereits geschildert. Der Petrosus superficialis major umgreift demnach die Commissura alicochlearis von aussen, wird durch Verbindung mit dem Petrosus profundus zum N. Vidianus s. parabasalis, und zieht als solcher über die Ventralfläche der genannten Commissura zur Ventralfläche der Ala temporalis, hier weiter und über die Dorsalfäche des „Pterygoids“ zum Gebiet der Fissura orbitalis superior sowie zur Regio pterygopalatina der Orbita, in der er in das Ganglion sphenopalatinum eintritt (Figg. 19—23). Dieses erstreckt sich seitlich von der Nasenkapsel weit nach vorn hin (Fig. 33).

Verschieden von dem Verhalten bei *Perameles* und *Talpa*, und mehr dem bei *Echidna* gleichend, ist endlich der Zustand bei *Mus musculus* (Embryonen von 43 und 44 mm Länge). Der N. petrosus superficialis major läuft vom Ganglion geniculi aus am lateral-vorderen Umfang der ziemlich langen Schneckenkapsel nach vorn und medialwärts und gelangt ventral von der Commissura alicochlearis medialwärts zu der Gegend unterhalb des Foramen caroticum, wo er sich mit dem von hinten kommenden N. petrosus profundus verbindet. Der aus der Vereinigung beider Nerven hervorgegangene N. Vidianus (parabasalis) läuft dann, wie schon geschildert, medial von dem „Pterygoid“ nach vorn und dann über den Dorsalrand desselben hinweg lateralwärts auf die Dorsalfäche des Palatinums, um hier, noch im Gebiet der sehr weiten Fissura orbitalis superior, in das Ganglion sphenopalatinum einzutreten (Figg. 17—18, 27—32). Letzteres erstreckt sich dann durch die Fissura orbitalis superior hindurch in das Gebiet des hintersten Winkels der Orbita, das als Regio pterygopalatina zu bezeichnen ist und seinen medialen Abschluss durch das Palatinum erhält (Figg. 30—32 a. S. 362 u. 363).

Das verschiedene Verhalten des N. Vidianus s. parabasalis kann sonach in schematischer Weise so dargestellt werden, wie es Fig. 25 zeigt. Es ist dabei das „Säugerpterygoid“ der rechten Seite von oben und etwas von aussen gesehen gedacht; doch muss besonders bemerkt

werden, dass es unmöglich war, der wirklichen Form des Knochens in einem Schema gerecht zu werden. Wie die drei Zustände aneinander zu reihen sind, wird ganz von der Auffassung abhängen, die man dem Knochen zuteil werden lässt. Hält man ihn für das Reptilien-Pterygoid, so würde man — was schon oben, S. 343, bemerkt wurde, — einen Zustand, wie ihn Mus zeigt (a), als primitiv aufzufassen und die beiden anderen von ihm abzuleiten haben, den Zustand b durch Verschiebung des Gesamt-Nerven nach aussen oder durch weitere Ausdehnung des Knochens ventral von dem Nerven nach innen,

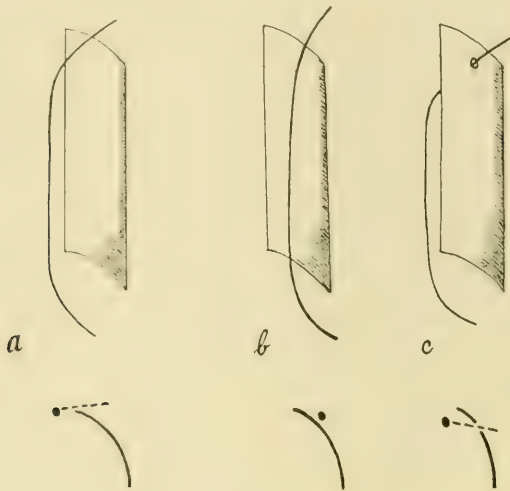


Fig. 25.

Drei Schemata für das Verhalten des N. Vidianus zu dem „Säugerpterygoid“. a. Mus. b. Perameles, Equus, Homo u. a. c. Echidna. (Gedacht ist in der oberen Reihe das „Pterygoid“ der rechten Stelle in der Ansicht von oben. Der Knochen selbst ist durchaus schematisch dargestellt. In der unteren Reihe: Querschnitte.)

und den Zustand c durch Umwachsung des Nerven seitens des dorsalen Randes des Knochens. Hält man den Knochen dagegen für das Crus transversum parasphenoidei, so wäre Zustand b der primitive und a von ihm abzuleiten, sei es durch eine Verschiebung des Nerven in medialer Richtung, sei es durch geringere Ausdehnung des Knochens in dieser Richtung. Der Zustand c würde, wenigstens in dieser speziellen Form, an a anzuschliessen sein; im übrigen würde aber, wie schon oben bemerkt, eine Umwachsung des Nerven durch den Knochen auch von dem Zustand b aus gut denkbar sein und, je nach der mehr

longitudinalen oder mehr schrägen Verlaufsrichtung des Nerven zur Bildung eines kürzeren oder längeren Kanales in dem Knochen führen.

Hier seien dann auch noch einige Worte erlaubt über meinen Vorschlag, den Namen *Canalis Vidianus* durch *Canalis parabasalis* zu ersetzen, einen Vorschlag, der den Unwillen von Fuchs erregt hat. Ich ging bei diesem Vorschlag von der Auffassung aus, dass die Kanäle, die bisher mit diesem Namen bezeichnet wurden, nämlich der bei den Säugern und der bei den Sauriern¹⁾, tatsächlich vergleichbare Bildungen sind. Dann aber war es wünschenswert, wenn schon, modernen Nomenklatur-Prinzipien zufolge, die vom Eigennamen her genommene Bezeichnung „Vidianus“ fallen sollte, einen indifferenten Namen zu finden, der das wichtigste topographische Kriterium zum Ausdruck brachte, die Lage des Kanales an der Schädelbasis. Denn der von den B. N. A. vorgeschriebene Name *Canalis pterygoideus* konnte jedenfalls für die Saurier keine Verwendung finden. Das hat sogar Fuchs eingesehen, und so tut er denn meiner Bezeichnung *Canalis parabasalis* auch die Ehre an, sie für den Kanal des Saurier-Sphenoidale zu verwenden. Dass ich meinerseits die gleiche Bezeichnung auch für die Säuger gebrauchte, war nur eine Konsequenz meiner Anschauungen über die Knochen-Homologien; wenn sich diese als hinfällig erweisen, so entfällt damit natürlich auch die Berechtigung zur Übertragung des Namens auf den Säugerschädel, und die Bezeichnung *Canalis pterygoideus* (B. N. A.) bleibt hier zu Recht bestehend. Aber eine reine Laune war die Bildung jenes Namens doch wohl nicht. Vollends unberechtigt ist aber, was Fuchs im Anschluss hieran über meine Bezeichnung des *Nervus Vidianus* als *N. parabasalis* sagt. Denn ich habe, wie ich schon an anderem Orte richtig stellte, diese Bezeichnung nicht für den *N. palatinus* oder den *N. petrosus superficialis major* gebraucht, wie Fuchs gelesen zu haben glaubt, sondern für den *N. Vidianus*, d. h. für das Compositum aus dem *N. petrosus superficialis major* und dem sympathischen *N. petrosus profundus*. Und für diesen scheint er mir denn doch wesentlich besser zu sein als die schwerfällige Bezeichnung *N. canalis pterygoidei* der B. N. A., die auch viel zu speziell ist, um vergleichend-anatomisch überall Verwendung finden zu können. Die Bemerkung, die Fuchs hieran anknüpft, habe ich schon früher zurückgewiesen.

Ich halte danach alles, was ich in meiner Echidna-Arbeit über den Verlauf des *N. Vidianus* und sein Verhalten zu dem „Pterygoid“ gesagt habe, in vollem Umfange aufrecht und behaupte nach wie vor, dass das Verhalten des Nerven zu dem

¹⁾ Für die Saurier wird dieser Name z. B. von J. G. Fischer und von Siebenrock stets gebraucht.

von mir bei *Echidna* gefundenen Knochen durchaus zugunsten der von mir vertretenen Homologie des letzteren mit dem „Pterygoid“ der übrigen Säuger spricht. Als einen „Hauptgrund“ für diese Homologisierung, wie Fuchs fälschlich angibt, habe ich das Verhalten des Nerven nicht bezeichnet; ich habe es im Gegenteil nur nebenbei kurz mit erwähnt und darauf hingewiesen, dass es mit meiner Homologisierung durchaus in Einklang stehe. Und daran sehe ich mich nicht veranlasst, auch nur das Geringste zu ändern.

Das einzige Moment, das Fuchs meiner Auffassung, der von mir bei *Echidna* neu gefundene Knochen entspreche dem „Pterygoid“ der ditremen Säuger, entgegenzuhalten weiss, ist die Lage des fraglichen Knochens zum Palatinum. „Ich bestreite nun aber, dass jener angeblich neue, von Gaupp entdeckte Knochen der *Echidna* dem Pterygoid der übrigen Säuger homolog ist, und zwar auf Grund seiner Lage: nämlich über dem Palatinum bzw. dem von Gaupp als Palatinum schlechthin gedeuteten Knochen“ (S. 57). Und weiter: „Ich denke mir bei den Ditremensäugetieren das Palatinum und Pterygoid übereinander geschoben, sagen wir durch eine ebenso extreme caudale Ausdehnung des Gaumens wie bei *Echidna*, und frage mich nun: welche Lage müssten dann Palatinum und Pterygoid der Ditremata zueinander einnehmen? Das Pterygoid müsste nach unten, müsste ventralwärts vom Palatinum zu liegen kommen; denn bei den Embryonen aller von mir untersuchten Ditremata liegt, wie Fig. 20 vom Kaninchenembryo zeigt, das vordere (orale) Ende des Pterygoids (Pt) stets unter dem caudalen Ende des Palatinums (Pa), genau so wie es bei Reptilien ist. Daraus folgt, dass jener angeblich neue, von Gaupp entdeckte Knochen der *Echidna*, der über dem (von Gaupp so genannten) Palatinum gelegen ist . . . nicht dem Pterygoid der Mammalia ditremata entsprechen kann. Denn entspräche er diesem, dann hätte er,

bei der angenommenen Übereinanderschubung der Knochen, unter das Palatinum zu liegen kommen müssen und nicht über dasselbe.“ Diese Vorstellung geht von der Voraussetzung aus, dass das Palatinum als Ganzes nach hinten verschoben worden sei, eine Voraussetzung, die durch nichts gefordert und ganz willkürlich ist. Wie man sich die Dinge zu denken hat, habe ich in meiner Echidna-Arbeit bereits ganz deutlich ausgesprochen (S. 756): „Eine weitere Besonderheit (scil. des Palatinums) ist die starke Verlängerung der Pars horizontalis nach hinten hin, die es bedingt, dass das Parasphenoid, das als mediale Lamelle des Keilbein-Flügelfortsatzes bei den viviparen Säugern meist leicht gesehen werden kann, bei Echidna in ganz versteckte Lage kommt. Über diese starke Verlängerung des harten Gaumens hat bereits v a n B e m m e l e n gehandelt.“ Warum nicht die am Munddach gelegenen Teile des Palatinums allein nach hinten vorwachsen sollen, vermag ich nicht einzusehen; es bedarf doch wohl nicht erst einer langen Diskussion darüber, ob von einem Knochen die verschiedenen Abschnitte einer selbständigen Vergrößerung oder Verkleinerung fähig sind. Der vorderste Teil des „Pterygoids“ der Säuger liegt in der Tat bei vielen Säugern ventral von dem hintersten Teil des Palatinums, aber von der „Pars perpendicularis“ desselben, die bei der Verlängerung des harten Gaumens unbetheilt ist. Es ist also zum mindesten sehr voreilig von F u c h s, wenn er behauptet, dass der von mir bei Echidna gefundene Knochen deshalb, weil er dorsal von dem horizontalen Teil des Palatinums liegt, „nicht dem Pterygoid der Mammalia ditremata entsprechen kann“. Aus meinen oben wiedergegebenen Worten geht im übrigen wieder hervor, was von F u c h s scher Berichterstattung zu halten ist. Ich habe (Echidna-Arbeit S. 756) ausdrücklich gesagt, dass das „Säuger-Pterygoid“ bei Echidna von der „Pars horizontalis palatini“ ventral überwachsen sei, und habe auch sonst in meiner Darstellung die

Pars perpendicularis und die Pars horizontalis auseinandergehalten, und nicht nur in der Stadienbeschreibung, sondern auch in der Zusammenfassung (S. 753—755) die Entwicklung der letzteren für sich behandelt; — Fuchs lässt das unberücksichtigt und behauptet, ich hätte die Pars horizontalis „als Palatinum schlechthin“ gedeutet¹⁾.

Ich werde im übrigen im nächsten Abschnitt noch einmal auf das Palatinum zurückkommen müssen und zeigen, dass die horizontal am Gaumen gelegene Palatinum-Platte bei *Echidna* doch wohl mehr ist als bloss „Pars horizontalis“ im Sinne der übrigen Säuger.

Dem Gesagten zufolge kann m. E. an der Identität des von mir bei *Echidna* gefundenen Knochens mit dem „Pterygoid“ der übrigen Säuger kein Zweifel sein.

Auf der anderen Seite zeigt der Knochen, den man früher für das Pterygoid von *Echidna* erklärte und dem „Pterygoid“ der übrigen Säuger verglich, von dem letzteren doch manche Verschiedenheiten. Er liegt (Figg. 7 u. 8) wesentlich weiter caudal, in der Hauptsache ventral von der Pars cochlearis der Ohrkapsel und nur mit seinem vordersten Teil bis unter die Ala temporalis reichend; er stellt ferner eine horizontal am Munddach liegende Platte dar, während das „Pterygoid“ der übrigen Säuger doch im wesentlichen vertikal steht. Dazu kommt, dass der entsprechende Knochen bei *Ornithorhynchus*

¹⁾ Fuchs hat wahrscheinlich nur meinen Aufsatz im Anatomischen Anzeiger gelesen, in dem ich der Kürze halber und da es mir ja gar nicht auf das Palatinum ankam, immer nur kurzweg von „Palatinum“ gesprochen habe. Die Worte auf S. 295: „Dieser Zweifel ist aber leicht zu beseitigen durch den Hinweis auf die Gaumenbildung bei *Echidna*. Die Palatina reichen eben hier sehr viel weiter caudalwärts als bei den übrigen Säugern“ usw., lassen aber doch ganz unzweideutig erkennen, dass ich nur die am Gaumen gelegenen Partien der Palatina im Auge hatte. Wenn jemand sagte, dass sich an der Bildung des Gaumens beim Menschen die Maxillae und die Palatina beteiligen, würde es dann berechtigt sein, dem Betreffenden die Ansicht unterzulegen, dass er die Pars horizontalis palatini für das ganze Palatinum halte, als „Palatinum schlechthin“ deute?

dem lateralen Rande des Palatinums angefügt ist, frei lateralwärts zwischen Kaumuskeln und Mundschleimhaut herausragt (van Bemmelen), beweglich ist und unter der Herrschaft eines gering entwickelten Muskels steht, der vom Schädel entspringt (Schulman). Wie ist das alles mit dem Verhalten des „Pterygoids“ bei den übrigen Säugern in Einklang zu bringen? Es wäre wohl nötig gewesen, auf diese denn doch sehr erheblichen und auffallenden Unterschiede einzugehen und eine Erklärung für sie zu geben, statt, wie Fuchs es tut, lediglich in der „Zusammenfassung“ zu dekretieren: „Das Pterygoid der Mammalia ditremata ist nicht homolog dem angeblich neuen, von G a u p p entdeckten Knochen der Echidna, sondern dem Pterygoid derselben“ (S. 82). Bloss auf die Autorität von Fuchs hin kann ich das nicht annehmen. —

Im Gegensatz zu den genannten tiefgreifenden Unterschieden zwischen dem „Pterygoid“ der Monotremen und dem sogenannten „Pterygoid“ der übrigen Säuger zeigt das letztere in allen Punkten die weitestgehenden Übereinstimmungen mit dem von mir bei Echidna an der Schädelbasis aufgefundenen Knochen, und gegen die Homologie dieses letzteren mit dem „Säuger-Pterygoid“ lässt sich auch nicht ein einziger plausibler Grund anführen.

Zusammenfassung. Der von mir bei Echidna an der Schädelbasis gefundene durchaus selbständig entstehende Deckknochen gleicht in seiner Topographie und in seinem sonstigen Verhalten zum Sphenoidale durchaus dem Knochen, der bei den übrigen Säugern als Pterygoid bezeichnet wird. Seine Identität mit diesem erscheint danach ausser aller Frage. Andererseits unterscheidet sich der Knochen, der bei Echidna früher für das Pterygoid gehalten wurde, in allen Punkten sehr wesentlich von dem „Pterygoid“ der übrigen Säuger. Es bleibt sonach meine frühere Schlussfolgerung zu Recht bestehen, dass Echidna jederseits zwei Knochen besitzt, die auf den Namen

„Pterygoid“ Anspruch erheben: einen vorderen, vom Palatinum verdeckten, der sicherlich dem „Pterygoid“ der übrigen Säuger entspricht, und einen hinteren frei zutage liegenden, der für *Echidna* und *Ornithorhynchus* als spezifisch anzusehen ist.

3. Die Fuchs'sche Annahme, dass der von mir bei *Echidna* gefundene Knochen die losgelöste *Pars perpendicularis ossis palatini* sei.

Da Fuchs die Identität des von mir bei *Echidna* gefundenen Knochens mit dem „Pterygoid“ der übrigen Säuger bestreitet, so muss er natürlich irgend eine andere Deutung für das fragliche Skeletstück geben. Am Anfang dieses Abschnittes stehen die Sätze: „Dieses Urteil lautet: Der von Gaupp bei *Echidna* entdeckte, angeblich neue und selbständige Knochen ist weder ein neuer noch ein selbständiger Knochen. Er ist nur ein Teil eines anderen Knochens, nämlich des Palatinums, und entspricht der (in der menschlichen Anatomie sogenannten) *Pars perpendicularis* desselben.“ Und darauf heisst es mit Selbstbewusstsein: „Ich beweise diese Behauptung.“

Demgegenüber stelle ich zunächst noch einmal fest, was schon an anderen Orten genauer ausgeführt wurde: 1. Der fragliche Knochen ist als selbständig entstehendes Skeletstück von mir bei *Echidna* gefunden und für diese Form als neu und bisher unbekannt beschrieben, zugleich aber dem Pterygoid der übrigen Säuger verglichen worden. Wenn Fuchs bezüglich des ersten Punktes anders unterrichtet ist, so mag er es sagen; ich werde dann ohne weiteres zugeben, dass mein Fund schon früher bekannt war, werde aber allerdings auch dann noch Einspruch erheben gegen eine Ausdrucksweise, die den Eindruck erwecken muss, als ob ich bewusst oder wenigstens leichtfertig eine falsche Behauptung aufstellte. Aus dem zweiten Punkte, dem Vergleich mit dem Pterygoid der

übrigen Säuger, geht hervor, dass ich den Knochen nicht als einen völlig neuen Bestandteil des Säugerschädels betrachtet habe. 2. Der fragliche Knochen entsteht durchaus selbständig, ohne Zusammenhang mit anderen Deckknochen, und erlangt einen solchen auch niemals. Speziell bleibt er nach van Bemelen zeitlebens vom Palatinum getrennt, dagegen verschmilzt er mit dem Sphenoidale. Selbst wenn er also als Pars perpendicularis palatini aufzufassen wäre, würde er als „selbständiges“ Knochenstück zu bezeichnen sein. —

Für diese Deutung lässt sich nun aber auch nicht ein einziger stichhaltiger Grund anführen; sie ist eine rein willkürliche Annahme von Fuchs, beruhend auf mangelhafter Orientierung über das Palatinum von Echidna und den übrigen Säugern. Fuchs geht aus von der Vorstellung, dass das Palatinum von Echidna nur die „Pars horizontalis“ palatini der übrigen Säuger repräsentiere, und ihm somit ein der „Pars perpendicularis“ entsprechender Abschnitt fehle. Und da ihm das undenkbar erscheint, so nimmt er eben an, dass der von mir bei Echidna gefundene Knochen diese Pars perpendicularis darstelle. „Was Gaupp bei Echidna als Palatinum bezeichnet, entspricht der Pars horizontalis des Palatinums der übrigen Säuger, und zwar nur dieser, also dem jüngsten Palatinumteile, der Pars secundaria. Eine Pars perpendicularis, also der ursprüngliche, alte Teil, der in der ganzen Quadrupedenreihe, bei allen Amphibien, Reptilien und Säugern, vorhanden ist und das ursprüngliche Palatinum darstellt, gerade dieser Teil würde Echidna fehlen, und zwar Echidna allein; allein unter allen Säugern, ja unter allen Quadrupeden. Dort, wo er liegen müsste, befände sich ein ganz neuer Knochen, eben das von Gaupp entdeckte und für das Parasphenoid der Nonmammalia und Pterygoid der Mammalia ditremata erklärte Skeletstück. Schon dieser Umstand, dass nämlich, nach der Gauppschen Deutung, Echidna, ein Monotrem, also ein

auf tiefer Stufe stehendes Säugetier, allein unter allen Quadrupeden, jenen ursprünglichen Teil des Palatinums nicht besäße, während ihn noch alle anderen Säugetiere, bis zu den höchsten hinauf, besitzen, macht die Gauppsche Deutung so unwahrscheinlich, dass sie zurückgewiesen werden müsste.“

Dieser in bestimmtestem Tone ausgesprochenen Behauptung, die den Angelpunkt der ganzen Fuchs'schen Auffassung bildet, habe ich schon in meiner Erwiderung im Anatomischen Anzeiger die nüchterne Tatsache entgegengehalten, dass *Echidna* ja eine *Pars perpendicularis palatini* besitzt, dass dieselbe von van Bemmelen eingehend beschrieben und abgebildet, von mir selbst vom ersten Auftreten an durch alle Stadien hindurch verfolgt, auch abgebildet, endlich in der Zusammenfassung noch ganz eingehend behandelt worden ist¹⁾. Es wäre Aufgabe von Fuchs gewesen, sich darüber zu orientieren, bevor er Aussprüche tat wie den obigen.

Die *Pars perpendicularis* des Palatinums kommt auch bei *Echidna* in der Orbita zum Vorschein, wie bei anderen Säugern (siehe die Abbildungen bei van Bemmelen); sie grenzt hier an das Frontale, Ethmoidale und Maxillare, enthält das Foramen sphenopalatinum und ein Foramen pterygopalatinum, ähnlich wie es bei anderen Säugern (Hund, Katze) auch der Fall ist. Auf Schnitten zeigt sich, dass sich an ihr zwei Lamellen unterscheiden lassen, eine laterale und eine mediale (s. meine Darstellung und Abbildungen, z. B. Textfigur 46 u. 47 auf S. 630). Die erstere ist die ausgedehntere; sie steigt an der lateralen Wand der Nasenkapsel auf und bildet die Platte, die an der medialen Wand der Orbita sichtbar wird.

Auch bei manchen anderen Säugern (s. Fig. 26)²⁾ lagert

¹⁾ van Bemmelen 1901, S. 756. Gaupp 1908; S. 586, 611, 639, 661, 753, 756. Figg. 46 u. 47 auf S. 630, sowie Fig. 26 auf Taf. 73.

²⁾ Den Embryo von *Acrobates pygmaeus*, von dem diese Figur stammt, verdanke ich ebenso wie die von *Perameles* Herrn Professor Bolck in Amsterdam.

sich der vordere Teil der Pars perpendicularis palatini an die Aussenfläche der Nasenkapsel an, wie das übrigens schon D u r s y angab unter Hervorhebung der Abweichung, dass beim Menschen diese Anlagerung nicht an die Aussen-, sondern an

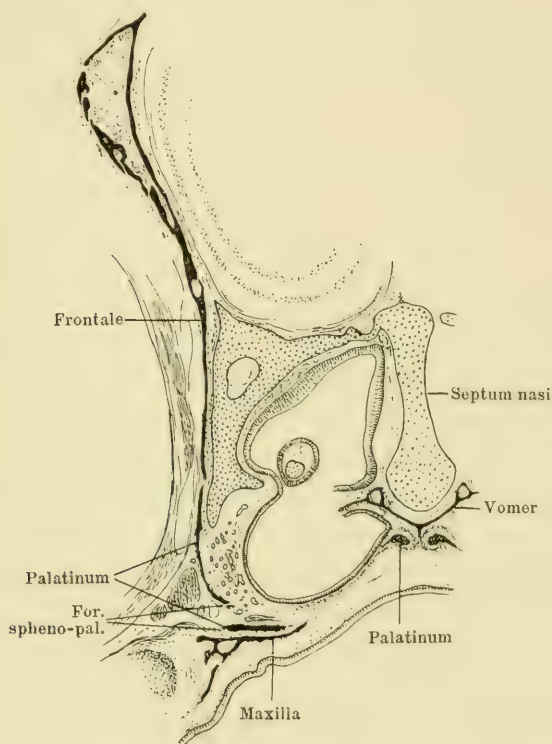


Fig. 26.

Acrobates pygmaeus, älterer Embryo mit weitgehender Ossification des Knorpelschädels. Vorderer Teil des Palatinums, in der Gegend des Foramen sphenopalatinum. Pars perpendicularis aussen der Nasenkapsel angelagert.

die Innenfläche der lateralen Nasenkapselwand erfolgt. Bei *Echidna* habe ich, wie gesagt, zwei Lamellen, eine äussere und eine innere, der Pars perpendicularis palatini gefunden und bereits darauf hingewiesen, dass dieser Teil des Pala-

linums der Säuger wohl eine eingehendere Bearbeitung erfordere (1908, S. 756).

Fuchs hat nun auseinandergesetzt, dass am Palatinum der Säuger die in den secundären Gaumen eingelagerte Pars horizontalis eine secundäre Neu-Erwerbung darstellt, und nur die Pars perpendicularis auf das alte Palatinum der Nonmammalia zurückzuführen ist. Ich werde weiter unten noch zu zeigen haben, dass man bei dieser Definition die Bezeichnung „Pars perpendicularis“ nicht allzu wörtlich nehmen darf, — aber in der Hauptsache trifft die Fuchssche Anschauung sicherlich zu. Bezüglich des vordersten Teiles der Pars perpendicularis, der sich aussen der Nasenkapsel anlegt, könnte man freilich die Frage erheben, ob auch er unmittelbar auf das alte Nonmammalienpalatinum zurückzuführen oder als eine secundäre Zutat, gebildet durch Auswachsen des letzteren an der Nasenkapsel, aufzufassen ist. Die Beziehungen des Palatinums zur Nasenkapsel bei den Säugern sind recht mannigfaltig, wohl in erster Linie infolge der verschiedenen caudalen Ausdehnung und des sonstigen Verhaltens der Kapsel selbst. Im allgemeinen wird man sich vorzustellen haben, dass hauptsächlich infolge der Vergrößerung der Nasenkapsel in caudaler Richtung — mit der bei den Säugern, im Vergleich mit den Reptilien, gerechnet werden muss, — die Nasenkapsel in engere Beziehungen zum Palatinum gelangte, dass also in der Hauptsache die Nasenkapsel an das Palatinum heranwuchs; indessen kann daneben eine selbständige Vergrößerung des Palatinums an der Nasenkapsel nicht ausgeschlossen werden. Und besonders bei der aussen von der Nasenkapsel aufsteigenden Palatinum-Lamelle könnte man an eine derartige Entstehung denken. Genauer würde sich erst durch ausgedehntere vergleichende Untersuchungen feststellen lassen. Fuchs erwähnt die Anlagerung des vordersten Abschnittes des Palatinums an die Aussenseite der Nasenkapsel nicht, auch seine Abbildungen

(vom Kaninchen und von der Katze)¹⁾ zeigen nur Querschnitte, die den etwas weiter caudal gelegenen Abschnitt der Pars perpendicularis treffen, der sich aufsteigend zugleich medialwärts wendet und darin viel klarer die Übereinstimmung mit dem Palatinum der Nonmammalia zeigt. So ist wohl anzunehmen, dass Fuchs die ganze Pars perpendicularis, wie er es ja auch ausspricht, auf das alte Nonmammalienpalatinum unmittelbar zurückführt.

Bei Echidna ist nun, wie gesagt, eine Pars perpendicularis des Palatinums vorhanden, die sich mit ihrer hauptsächlich ausgebildeten lateralen Lamelle der Aussenwand der Nasenkapsel anlegt, während ein Abschnitt, der, wie bei den anderen Säugern, an den Keilbeinkörper ginge, fehlt. Vielleicht ist die „mediale Lamelle“ als ihre letzte Andeutung aufzufassen. Somit würde Fuchs zum mindesten seine Hypothese modifizieren und sagen müssen, dass nur der hintere Teil der Pars perpendicularis palatini bei Echidna selbständig geworden sei. An Wahrscheinlichkeit würde sie dadurch sicherlich nicht gewinnen. Denn es würde sich dann nicht mehr um eine reinliche Scheidung der zwei gut gegeneinander abgesetzten Teile des Palatinums (Pars perpendicularis und Pars horizontalis) handeln, sondern es müsste aus der Pars perpendicularis der hintere Teil gewissermassen herausgeschnitten sein — ein Vorgang, für den es denn doch schwer sein dürfte, irgend eine Erklärung zu geben, und für den Fuchs wohl wenige Gläubige finden wird. Die Vorstellung von Fuchs bezüglich der Selbständigkeit der Pars perpendicularis palatini schwebt also m. E. durchaus in der Luft.

¹⁾ Von dem Palatinum des ausgebildeten Katzenschädels gibt Horace Jayne (1898) eine sehr eingehende und genaue Darstellung in Wort und Bild. Der hintere Teil der Pars perpendicularis, der sich an die Schädelbasis anlagert, führt hier den Namen Processus sphenoidalis; der vordere, der sich von aussen dem Ethmoidale (der verknöcherten Nasenkapsel) anlegt, heisst Processus ethmoidalis, er ist von recht beträchtlicher Ausdehnung.

Es kommt aber noch etwas anderes hinzu. Fuchs identifiziert ohne weiteres „Pars perpendicularis“ und „ursprünglicher Teil“, „Pars primaria“ des Palatinums einerseits, sowie „Pars horizontalis“ und „Pars secundaria“ andererseits und behauptet weiterhin, dass bei *Echidna* nur der „jüngste“ sekundäre Teil, die Pars horizontalis im engeren Sinne, vorhanden sei. Beide Behauptungen sind unrichtig; die letztere ist es auch dann noch, wenn man davon absieht, dass bei *Echidna* tatsächlich ein gar nicht unbedeutender vertikaler Teil des Palatinums vorhanden ist.

Was zunächst das Palatinum der Säuger überhaupt anlangt, so kann man als sicherlich sekundär, neu hinzugekommen, doch nur den Teil betrachten, der wirklich in den sekundären Gaumen eingelagert ist, aber nicht auch ohne weiteres Teile, die ausserhalb desselben liegen¹⁾. Welche Form diese extrapalatal gelagerten Abschnitte besitzen, ob sie mehr horizontal liegen oder mehr vertikal stehen, ist dabei völlig gleichgültig. Auch Fuchs bemerkt an einer Stelle, dass der hintere Teil der Pars perpendicularis beim Kaninchen schräger gestellt sei als der vordere; die Schlussfolgerungen aus dieser Tatsache hat er aber nicht gezogen. Ich gebe in den Figg. 27—32 eine Anzahl Abbildungen von Schnitten durch den Kopf eines Mäuse-Embryos von 43 Millimeter Gesamtlänge, aus denen das deutlich genug hervorgeht. Man sieht (Figg. 27, 28), dass der hinterste Teil des Palatinums in dem Gebiet vor der Wurzel der Ala temporalis als nahezu horizontale Platte die Lücke, die hier zwischen dem mittleren Teil der Schädelbasis und der Ala temporalis bleibt und die den innersten Winkel der „Fissura orbitalis superior“ bildet, von ventral her nahezu völlig verschliesst. Das Palatinum bildet

¹⁾ Die Frage, ob auch an der vertikalen Lamelle Teile neu hinzugekommen sind, scheidet hier zunächst aus.

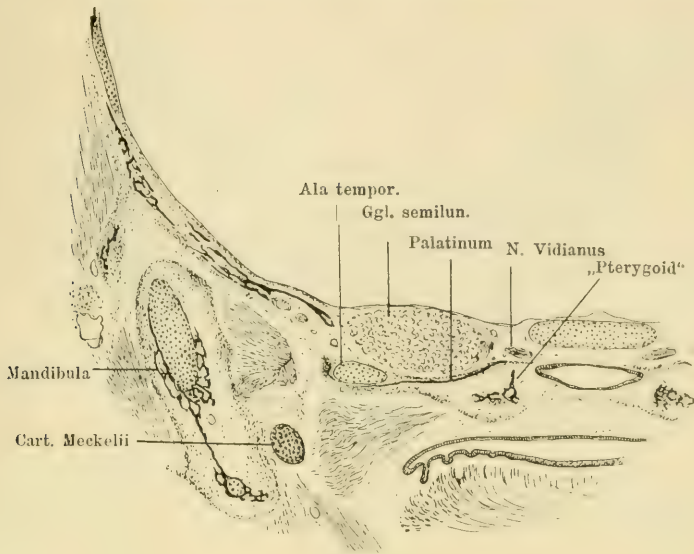


Fig. 27.

Mus musculus, ganze Länge 43 mm. Hinterer Teil des Palatinum.

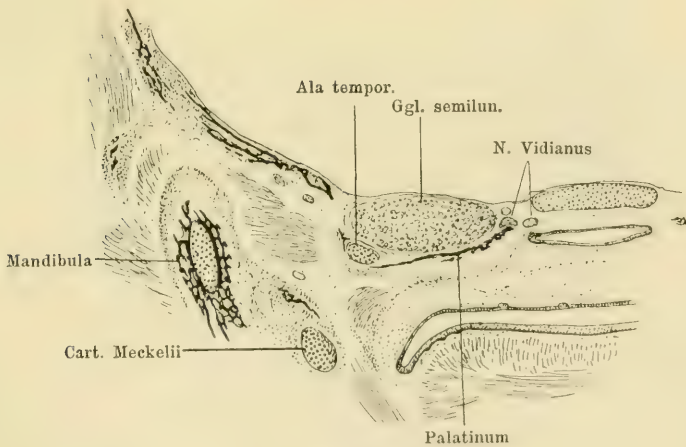


Fig. 28.

Mus. Wie Fig. 27, etwas vor derselben.

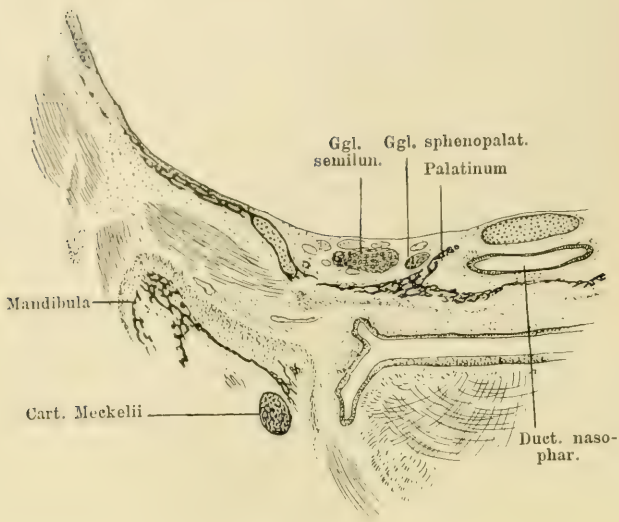


Fig. 29.

Mus. Wie Fig. 27. Hinterer Teil der Pars horizontalis palatini.

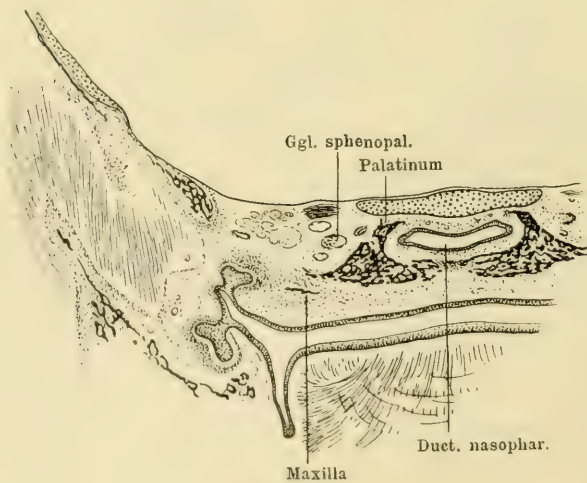


Fig. 30.

Mus. Wie Fig. 27. Primärer Teil des Palatinums beginnt sich aufzurichten.

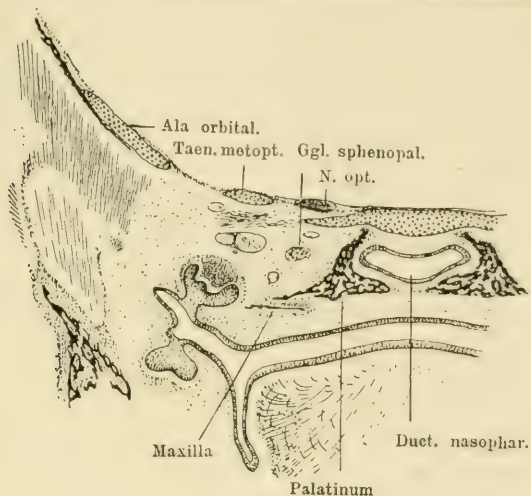


Fig. 31.

Mus. Wie Fig. 27. Primärer Teil des Palatinums mehr aufgerichtet.

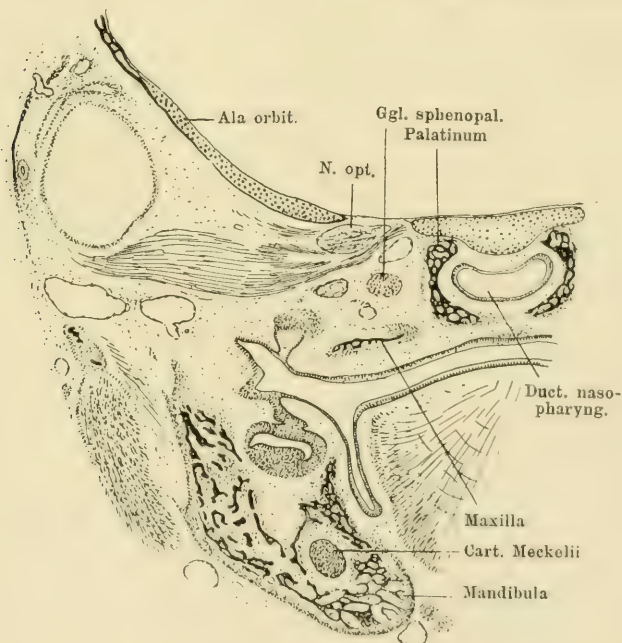


Fig. 32.

Mus. Wie Fig. 27. Primärer Teil des Palatinums vertikal; seine laterale Randpartie ist verschwunden.

also hier den Boden der vorderen Verlängerung des Cavum epiptericum, auf ihm ruht das Ganglion semilunare trigemini. Danach zu schliessen, muss im erwachsenen Mäuseschädel das Palatinum sich an der Begrenzung des Schädelcavums beteiligen, was meines Wissens bisher nicht bekannt war. Diese Tatsache gab mir seinerzeit schon Anlass zu der allgemeinen Bemerkung, dass die genauere Untersuchung dieser Gegend bei den Säugern wohl noch manche überraschende Befunde ergeben würde (1905 a, S. 299, Anm.)¹⁾.

Fig. 29 zeigt dann, etwas weiter vorn, den Hauptteil des Palatinums noch in wesentlich gleichem Verhalten, seiner ventral-medialen Fläche aber die Pars horizontalis s. str. angefügt, die in den secundären Gaumen vorspringt. Gerade in dieser Gegend erkennt man deutlich, dass nicht die ganze horizontal gelegene Platte des Palatinums als Pars horizontalis i. e. S. bezeichnet werden darf. Noch weiter vorn richtet sich dann der Hauptteil des Palatinums immer mehr auf, aber auch jetzt noch behält die laterale Randpartie (lateral von der eigentlichen „Pars horizontalis“) die horizontale Lagerung bei (Figg. 30, 31). Erst ganz vorn verschwindet diese laterale Randpartie, und nun erst steht der Hauptteil des Palatinums wirklich perpendicular (Fig. 32).

So zeigt sich also, dass man nicht ohne weiteres alles, was vom Palatinum horizontal am Munddache liegt, als „Pars horizontalis“ s. str., als neu hinzugekommen, secundär, betrachten darf. Diese Bezeichnung verdient nur die wirklich

¹⁾ Es würde sich darum handeln, festzustellen, in welchem Umfange noch Raumgebiet, das vor der Wurzel der Ala temporalis, zwischen dieser und der Taenia metoptica der Ala orbitalis liegt und somit am Primordialschädel den innersten Teil der Fissura orbitalis superior bildet, noch als Verlängerung des Cavum epiptericum dem Schädelraum zugeschlagen wird. Diese Zuteilung würde erfolgen auf Kosten der Regio pterygopalatina der Orbita. Das Verhalten der Deckknochen, der Nerven, des Ganglion semilunare und des Ganglion sphenopalatinum wäre dabei mit zu berücksichtigen.

in den secundären Gaumen vorspringende Platte; was ausserhalb des letzteren liegt, ist dem primären Palatinum-Abschnitt zuzurechnen, ganz gleichgültig, wie es geformt oder gelagert ist. Auch die Figur 21 von Fuchs selbst zeigt, dass die Ausführungen des letzteren unvollkommen sind. Bezeichnet und im Text beschrieben sind von dem Palatinum dieser Figur nur der eigentliche vertikale und der horizontale in den secundären Gaumen eingelagerte Abschnitt des Knochens; dagegen ist ein dritter Teil, der lateral von dem durch die beiden ersten gebildeten Winkel liegt, eine beträchtliche Dicke besitzt, eine ausgedehnte Fläche gegen die Schleimhaut des Munddaches kehrt und die Verbindung des Palatinums mit der Maxilla vermittelt, weder im Text erwähnt noch auf der Figur bezeichnet. Dass er zu dem primären Teil des Palatinums gerechnet werden muss, also trotz seiner horizontalen Lage morphologisch enger mit der Pars perpendicularis zusammengehört, erscheint mir fraglos. Denkt man sich in dieser Figur von Fuchs den mit p. pp bezeichneten Palatinum-Abschnitt fort, so bleibt eine horizontal liegende Knochenplatte übrig, die aber nicht ohne weiteres als „Pars horizontalis palatini“ im engeren Sinne bezeichnet werden dürfte. Ich füge hier noch hinzu, dass in der sehr eingehenden Beschreibung des Palatinums der Katze durch Horace Jayne an der Pars perpendicularis unterschieden werden: Processus sphenoidalis, Processus ethmoidalis, Processus maxillaris. Mit dem letzteren Namen wird der Teil des Palatinums beschrieben, der nach aussen von dem durch die Pars perpendicularis und die Pars horizontalis gebildeten Winkel vorspringt und sich mit der Orbitalplatte der Maxilla verbindet. Das ist offenbar der Abschnitt, der auf der vorhin erwähnten Fig. 21 von Fuchs unbezeichnet geblieben ist; dass H. Jayne ihn trotz seiner horizontalen Lage zur Pars perpendicularis rechnet, ist vollauf berechtigt, weil seiner morphologischen Natur entsprechend.

Legt man diese Erwägungen der Betrachtung des Echidna-Palatinums zugrunde, so erkennt man leicht, dass auch von diesem der grössere horizontal gelagerte Abschnitt nicht bloss der „Pars horizontalis“ im engeren Sinne entspricht. Man hat ihm bisher kurzweg so bezeichnet, van Bemmelen hat es ebenso getan wie ich selbst; wenn man aber mit diesem Namen einen strengen morphologischen Begriff verbindet und ihn mit „Pars secundaria“ des Palatinums identifiziert, so ist er unzutreffend. Denn nur die medialen Partien der horizontalen Platte liegen im sekundären Gaumen, die lateralen dagegen finden sich ausserhalb des letzteren. Das geht aus den Figuren 1—6 hervor. So wird wohl niemand bestreiten, dass das Gebiet ventral von der Ala temporalis zum primären Munddach gehört — hier liegt aber ein gar nicht unbeträchtlicher Teil des Palatinums (Figg. 1—3). Und ebenso liegt in dem Gebiet vor der Ala temporalis die laterale verdickte Partie des Palatinums nicht im sekundären Gaumen, sondern lateral davon (Figg. 4—6). Eine scharfe Grenze zwischen dieser verdickten lateralen Partie und der dünneren in den sekundären Gaumen eingelagerten ist natürlich nicht vorhanden, beide gehen ineinander über. Aber ich meine doch, es kann kein Zweifel sein, dass die laterale verdickte Partie des Knochens als Repräsentant des ursprünglichen primären Palatinum-Abschnittes aufzufassen ist¹⁾.

Auch von dieser Überlegung aus wird die Erklärung von Fuchs hinfällig. „Der ursprüngliche, alte Teil, der in der ganzen Quadrupedenreihe, bei allen Amphibien, Reptilien und Säugern, vorhanden ist und das ursprüngliche Palatinum darstellt“, fehlt bei Echidna keineswegs, er ist nur in seinem

¹⁾ Es liegt nahe, die Foramina palatina als Grenze des primären und des sekundären Teiles anzunehmen, doch bedarf das noch besonderer Untersuchungen.

grösseren hinteren Abschnitt an Höhe beträchtlich reduziert, indem hier eine besondere aufsteigende Partie fehlt. Wer annimmt, dass diese sich losgelöst habe und selbständig geworden sei, nimmt nicht etwa eine Zerlegung des Palatinums in seinen primären und secundären Teil an, sondern einen Zerfall innerhalb des primären Teiles. Für die Annahme eines solchen sollte dann aber wenigstens ein plausibles Moment angeführt werden. Ein solches vermag ich nicht zu sehen. Dagegen ist es doch eine sehr häufige Erscheinung, dass ein Knochen von irgend einer Seite her eine Grössenreduktion erfährt, und als eine einfache Reduktion erklärt sich auch ungezwungen das Fehlen einer aufsteigenden Lamelle am hinteren Abschnitt des primären Palatinumteiles.

Die Voraussetzung der Fuchsschen Behauptung ist somit sachlich unrichtig. Aber selbst wenn bei *Echidna* nur die eigentliche secundäre Pars horizontalis des Säuger-Palatinums vorhanden wäre, würde die von Fuchs daran geknüpfte oben wiedergegebene Bemerkung noch nicht richtig sein. Denn diese geht von der Vorstellung aus, als ob bei einer „auf tiefer Stufe stehenden“ Form nun auch alles ursprünglich sein müsste, und selbständige Umwandlungen regressiver oder progressiver Art gar nicht vorkommen dürften. Diese Vorstellung ist aber oft genug schon als falsch bekämpft worden, und dass gerade *Echidna* die Form sein muss, für die sie wieder betont wird, macht sie gewiss nicht glaubwürdiger. *Echidna* fehlen die Zähne, fehlt das Lacrimale, das als „Präfrontale“ ebenfalls ein altes Erbstück der Quadrupeden ist, fehlt das Zygomaticum. Fuchs selbst ist mit seinen eigenen Ansichten sogar recht sehr darauf angewiesen, bei dem „auf tiefer Stufe stehenden Säugetier“ *Echidna* regressiv Vorgänge anzunehmen: fehlt doch hier die Knorpelbildung im Condylus des Unterkiefers, jener Knorpel, den Fuchs bekanntlich für den Gelenkteil des Meckelschen Knorpels hält (— und der doch gewiss ein

alter Skeletteil ist! —) ¹⁾, und nimmt doch auch Fuchs an, dass die von mir bei *Echidna* beschriebene „*Membrana sphenobulbatoria*“ aus einem früher knorpeligen Teile hervorgegangen ist, „und zwar durch Reduktion und schliesslich völlige Unterdrückung des Knorpelstadiums“ (S. 40, Anm.).

Mit solchen allgemeinen Behauptungen, wie der oben von Fuchs aufgestellten, wird also nichts gewonnen. Sicherlich muss bei der Beurteilung konkreter morphologischer Fragen auch die allgemeine phyletische Stellung der Formen in Betracht gezogen werden; sie gehört mit zu den Indizien, die uns ein Urteil ermöglichen sollen, — aber a priori wird damit nichts bewiesen oder zurückgewiesen. Reduktionen irgendwelcher Teile können auf jeder Stufe der phylogenetischen Entwicklung auftreten, und im Kampf der Skeletteile wird das hohe Alter nicht respektiert.

Für die scharfe Betonung der primitiven Stellung von *Echidna* und Verwendung derselben als Haupttrumpf in der Beweisführung war aber wohl der Gaumen und speziell das Gaumenbein das am wenigsten geeignete Streitobjekt. Die exzessive Verlängerung des harten Gaumens gehört zu den charakteristischen Merkmalen des Monotremen-Schädels, das durchaus nicht als etwas Primitives, sondern im Gegenteil als eine ganz einseitige Anpassung aufzufassen ist: nach der Annahme von van Bemmelen bei *Ornithorhynchus* an die amphibische Lebensweise, bei *Echidna* an den Ameisenfang. Damit ist es von vornherein unberechtigt, an den Palatina primitive Zustände zu erwarten, und der Ausspruch von Fuchs erweist sich als sehr unhaltbar.

Die Ansicht von Fuchs, dass der von mir bei *Echidna* aufgefundene Deckknochen die *Pars perpendicularis palatini*

¹⁾ Siehe Fuchs, Arch. f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abt. Suppl. 1906, S. 85, wo Fuchs geradezu den regressiven Charakter des Verhaltens bei *Echidna* betont.

repräsentiere, entbehrt somit nach jeder Richtung hin der Begründung: sie konnte überhaupt nur von jemandem aufgestellt werden, der es unterliess, sich vorher über das Palatinum von *Echidna* zu unterrichten. Wäre Fuchs hierin vorsichtiger gewesen, so hätte er es leicht vermeiden können, an die Stelle einer Ansicht, die er für falsch hält, eine andere zu setzen, die wohl ganz sicher falsch ist.

Dass am Palatinum von *Echidna* ein „aufsteigender“ Abschnitt nur in geringer Ausdehnung vorhanden ist, hängt m. E. mit zwei Momenten zusammen: mit der starken Verlängerung des Gaumens und der starken Verlängerung der Nasenhöhle in caudaler Richtung. Der hintere Teil des *Echidna*-Palatinums hat wahrscheinlich niemals einen solchen aufsteigenden Abschnitt besessen. Es ist ja wohl fraglos, dass die funktionelle Bedeutung des aufsteigenden Abschnittes des Palatinums darin liegt, den harten Gaumen gegen die Schädelbasis zu stützen, von dieser abzudrängen und so den Ductus nasopharyngeus offen zu halten. Bei *Echidna* dehnt sich nun dieser Ductus und mit ihm der harte Gaumen weiter nach hinten aus als bei den übrigen Säugern: auf den neuralen Schädel bezogen, bis hinter den Abgang der Ala temporalis von der Schädelbasis. Hier bietet aber die Schädelbasis nebst dem ihr angelagerten „Säuger-Pterygoid“ jederseits schon eine genügende Stütze für den harten Gaumen. Wie die Figg. 1—3 lehren, läuft sie nicht flach von einer Seite zur anderen, sondern zeigt in der Mitte eine tiefe Rinne, die bedingt ist dadurch, dass die Ala temporalis sich bei ihrem Abgang von der Schädelbasis zunächst ventralwärts wendet und dann erst lateralwärts in die Horizontale umbiegt. Dem absteigenden Teil der Ala liegt medial das „Säuger-Pterygoid“ an, und ventral von beiden liegt das Palatinum (Figg. 1—3). Diese Anordnung kann m. E. wohl genügen, um das Fehlen eines aufsteigenden Teiles am hinteren Abschnitte des Palatinums verständlich zu machen.

Man kann es gut verstehen, dass nur der horizontal gelagerte Teil des Palatinums (— nicht identisch mit „Pars horizontalis s. secundaria“! —) caudalwärts vorwuchs, sei es nun, dass das „Säuger-Pterygoid“ und die Ala temporalis dem Vordringen des perpendicularen Teiles ein Hindernis entgegenstellten, sei es, dass seine Weiterbildung unterblieb, weil der horizontale Teil an der Ala temporalis und dem „Säuger-Pterygoid“ eine genügende Stütze fand und somit die Ausbildung eines aufsteigenden Palatinum-Teiles überflüssig war.

Nun behauptet allerdings Fuchs (1910, S. 72), es sei klar, dass die Pars perpendicularis palatini die caudale Verschiebung oder Ausdehnung der horizontalen Partie mitmachen müsse. Das ist aber doch weiter nichts wie eine blosser Behauptung. Die Vergrößerung eines Knochens braucht doch nicht immer alle Teile desselben gleichmässig zu betreffen. Schon auf der nächsten Seite (S. 73) widerlegt Fuchs sich selbst, indem er angibt, dass bei Talpa-Embryonen von ca. 1,5 cm Scheitelsteisslänge die Pars horizontalis palatini sich „mindestens um das Doppelte der Länge der Pars perpendicularis“ weiter nach vorn erstreckte als letztere. Hier nimmt er also nicht den geringsten Anstoss daran, dass beide Palatinumteile eine ganz verschiedene Ausdehnung in longitudinaler Richtung besitzen. Ich sollte meinen, dass, was Talpa recht ist, Echidna billig sein müsse; ob die Verschiedenheit der Ausdehnung am oralen oder caudalen Ende des Palatinums sich bemerkbar macht, ist doch wohl gleichgültig. Im übrigen liegt die Sache hier bei Talpa auch sonst ganz ähnlich wie bei Echidna: was hier als „Pars horizontalis“ palatini erscheint, ist nicht nur die P. h. im engeren Sinne, sondern entspricht in den Randpartien, die sich von unten der Nasenkapsel anlegen, der an Höhe reduzierten Pars perpendicularis oder richtiger: Pars primaria (Figg. 33—36).

Im vorderen Teil des Palatinums wird man dagegen eine

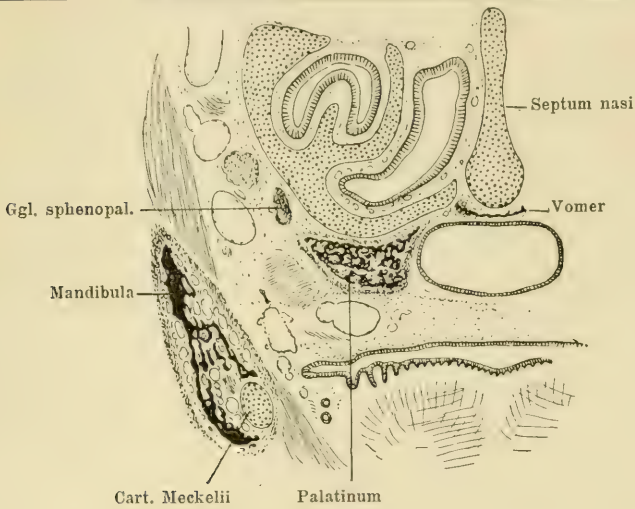


Fig. 33.

Talpa europaea. (Dieselbe Serie, wie oben, Figg. 19—23.) Anlagerung des Palatinums an die Nasenkapsel, ausserhalb des sekundären Gaumens.

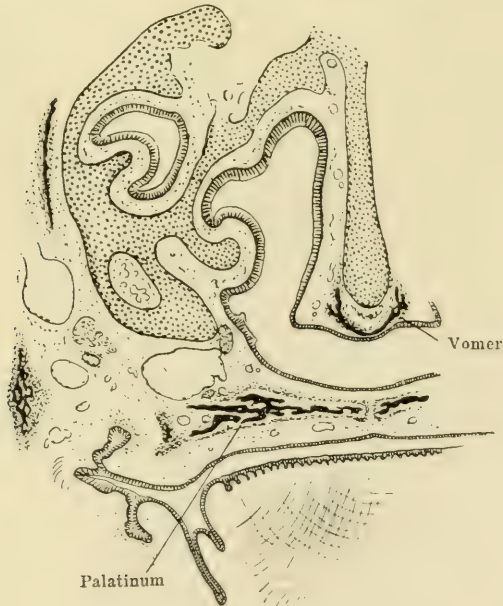


Fig. 34.

Talpa. Wie Fig. 33. Gegend des Foramen sphenopalatinum. Palatinum nur durch eine horizontale Platte repräsentiert.

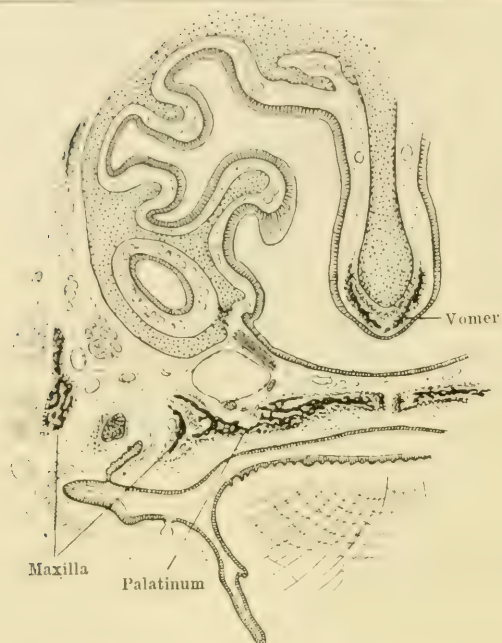


Fig. 35. Talpa. Wie Fig. 33. Verbindung des Palatinums mit der Maxilla.

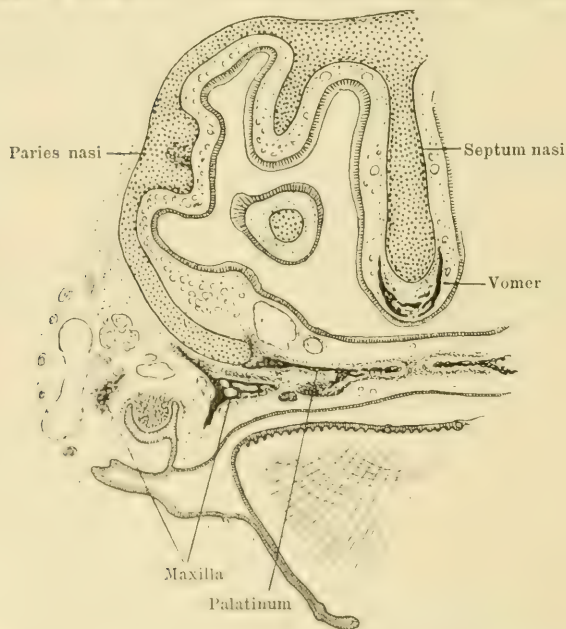


Fig. 36. Talpa. Wie Fig. 33. Vorderster Teil des Palatinums.

Reduktion der Pars perpendicularis annehmen müssen. Auch als Grund hierfür lässt sich wohl anführen, dass der hintere Teil des Palatinums durch seine Anlagerung an die Ventralfläche der Ala temporalis eine feste Unterlage fand, und zwischen dieser und der Nasenkapsel, der sich der vordere Teil des Palatinums anlagert, ein aufsteigender Abschnitt des Palatinums um so weniger nötig war, als die Entfernung von der Ala temporalis bis zur Nasenkapsel nur kurz ist (wegen der starken caudalen Verlängerung der Kapsel), und ja auch das „Säuger-Pterygoid“ noch in diesem Gebiet als Strebepfeiler zur Abdrängung des Palatinums von der Schädelbasis in Betracht kommt. Die starke caudale Ausdehnung der Nasenkapsel, die Verschmelzung ihrer hinteren Kuppeln mit dem Balkenboden und dem Septum hat vielleicht auch unmittelbar Veranlassung zu der Reduktion der Pars perpendicularis palatini gegeben.

Als Begründung für seine Vorstellung, dass der von mir bei *Echidna* gefundene Knochen die Pars perpendicularis palatini sei, führt nun Fuchs noch folgendes an (S. 72): „Fassen wir den angeblich neuen Knochen als Pars perpendicularis des Palatinums auf, so musste er die caudale Verschiebung oder Ausdehnung mitmachen.“ „Es ist nun, nach dem Gesagten, selbstverständlich, ja geradezu erforderlich und unerlässlich, dass dann der angeblich neue Knochen, als Pars perpendicularis palatini, von vorn her an die Wurzel der Ala temporalis (Processus basipterygoideus) herantreten und, mit seinem hinteren Abschnitte, auf ihrer Unterseite sich verschieben musste, ganz so wie wir es in Wirklichkeit bei unserem Tiere vorfinden. Wir verstehen jetzt auch, warum dieser angeblich neue Knochen mit seinem vorderen Abschnitte durchaus nach vorn von der Wurzel der Ala temporalis liegt; das war ja von jeher sein ursprünglicher Platz.“ Dagegen ist zu erwidern: 1. Es ist, wie oben schon bemerkt, durchaus nicht

„klar“, dass der „angeblich neue Knochen“, falls er die Pars perpendicularis palatini wäre, die caudale Verschiebung oder Ausdehnung der Pars horizontalis mitmachen musste. Das hätte er selbst dann nicht nötig gehabt, wenn er in festem Verbande mit der Pars horizontalis wäre. Dass von einem Knochen nur ein Teil sich vergrößert, während andere zurückbleiben, ist doch etwas ganz Gewöhnliches. Und nun vollends, wenn beide Teile ganz voneinander losgelöst sind. Der von mir bei *Echidna* gefundene Knochen und das Palatinum sind durchaus selbständige Knochen — welcher geheimnisvolle Zusammenhang sollte sie da noch so verbinden, dass der eine notwendigerweise, wie Fuchs meint, die Vergrößerung des anderen mitmachen musste! Ja, der Umstand, dass sie beide ziemlich gleich weit nach hinten ragen, könnte viel mehr gegen die Fuchssche Vorstellung von ihrer Zusammengehörigkeit angeführt werden. Wenn der umstrittene Knochen viel weiter vorn läge, so hätte man sagen können, dass er seine ursprüngliche Lage als Pars perpendicularis palatini beibehalten habe, während der am Munddach gelegene horizontale Teil vorwuchs, und man hätte in dieser verschiedenen Entwicklungstendenz ein — freilich sehr wenig stichhaltiges — Moment anführen können, um ihre Loslösung, ihre Emanzipation voneinander, dem Verständnis etwas näher zu bringen. Nun liegen aber beide in enger Nachbarschaft übereinander, sie sollen also beide dieselbe Vergrößerung in ganz derselben Richtung erfahren haben, — weshalb lösten sie sich dann überhaupt erst voneinander los und wurden selbständig, um es das ganze Leben hindurch zu bleiben? Der von Fuchs angeführte Grund ist durchaus ohne Bedeutung; der Umstand, dass der von mir bei *Echidna* gefundene Knochen die gleiche caudale Ausdehnung besitzt wie die ventral von ihm gelegene horizontale Platte des Palatinums, spricht in keiner Weise dafür, dass er mit dieser zusammengehört.

2. Wenn es, nach den eigenen Worten von Fuchs, „selbstverständlich, ja geradezu erforderlich und unerlässlich“ ist, dass der von mir bei *Echidna* gefundene Knochen „als *Pars perpendicularis palatini* von vorn her an die Wurzel der *Ala temporalis* (*Processus basipterygoideus*) herantreten“ musste, so ist damit schon gesagt, dass er tatsächlich die erwähnte Deutung nicht verdient. Denn er tritt eben gar nicht von vorn her an die Wurzel der *Ala temporalis* heran, sondern liegt, wie ich beschrieben habe, schon bei seinem ersten Auftreten (Stad. 46; S. 584 meiner Arbeit) mit seinem grösseren hinteren Abschnitt dem medialen Abschnitt der *Ala temporalis* an, nur mit einem kleineren Abschnitt darüber hinaus nach vorn ragend. Und von dieser seiner ersten Entstehungsstelle aus vergrössert er sich in der Folge nicht nur nach hinten, sondern auch nach vorn hin; er wächst also gerade umgekehrt, als es nach Fuchs „selbstverständlich, ja geradezu erforderlich und unerlässlich“ ist. Diese seine Entstehung spricht eben durchaus gegen seine Deutung als *Pars perpendicularis palatini*, dagegen durchaus für seine Identität mit dem Säuger-Pterygoid, das sich genau an der gleichen Stelle befindet und, wie schon erwähnt, unter Umständen, wie bei *Talpa*, sich auch von der Gegend der Wurzel der *Ala temporalis* aus sehr weit nach vorn erstrecken kann.

Es ist also nicht richtig, wenn Fuchs mit der ihm eigenen Bestimmtheit erklärt, dass die Lagebeziehungen des von mir bei *Echidna* gefundenen Knochens zur Wurzel der *Ala temporalis* direkt für die Bedeutung desselben als *Pars perpendicularis palatini* spreche, „und nur für diese“ (Fuchs, 1910, S. 73). Im Gegenteil: bei den ditremen Säugern ist nur ein Skeletstück vorhanden, das in allen Punkten aufs Genaueste mit dem fraglichen *Echidna*-Knochen übereinstimmt: das ist das sogenannte Pterygoid, während die *Pars perpendicularis palatini* sich wesentlich anders verhält, eine mehr

rostrale Lage einnimmt und vor allen Dingen einheitlich ist, während die Fuchssche Hypothese die durch nichts begründbare Annahme machen muss, dass sich von ihr bei *Echidna* ein Abschnitt losgelöst habe und zu einem selbständigen Knochen geworden sei. Bei dieser Sachlage kann wohl nicht zweifelhaft sein, wie die Entscheidung zu lauten habe.

Zusammenfassung. Die Annahme von Fuchs, dass der von mir bei *Echidna* gefundene, an der Schädelbasis gelegene Deckknochen die selbständig gewordene *Pars perpendicularis* des Palatinums sei, ist durchaus willkürlich und entbehrt der Begründung. Das Palatinum von *Echidna* besitzt eine *Pars perpendicularis*, wenn auch nur in einem beschränkten vorderen Gebiet; aber auch das übrige Palatinum, soweit es eines besonderen aufsteigenden Teiles entbehrt, entspricht nicht nur der sekundären, in den sekundären Gaumen eingelagerten „*Pars horizontalis s. str.*“ der übrigen Säuger; seine laterale Randpartie ist vielmehr auf den primären Anteil des Palatinums zurückzuführen. Für den von mir bei *Echidna* an der Schädelbasis gefundenen Knochen kann somit nur das „*Pterygoid*“ der übrigen Säuger als Vergleichsobjekt in Frage kommen.

4. Positive Momente zugunsten des Vergleiches: *Echidna*-*Pterygoid* = Reptilien-*Pterygoid*, und Säuger-*Pterygoid* = *Crus transversum paraphenoidei*.

Nach dem in den beiden vorhergehenden Abschnitten Gesagten erscheint es mir kaum zu bezweifeln, dass der von mir bei *Echidna* an der Schädelbasis neu aufgefundene Knochen dem entspricht, der bei den anderen Säugern als *Pterygoid* aufgefasst und bezeichnet wird. Somit bleibt die Grundlage, von der ich bei meinem Deutungsversuche vor 5 Jahren ausging, dieselbe: denn ausser diesem „Säuger-*Pterygoid*“ be-

sitzt ja *Echidna* noch einen zweiten, weiter caudal gelegenen Knochen, der von jeher als „Pterygoid“ bezeichnet wird. Welcher der beiden Knochen führt nun diesen Namen mit Recht, und welcher ist umzudeuten? Ich habe mich in meiner früheren Behandlung dieser Frage auf den Standpunkt gestellt, dass der zuletzt genannte caudal gelegene Knochen das wirkliche (Reptilien-) Pterygoid sei, und auch Fuchs schliesst sich dieser Auffassung an. Sie ist zunächst zu begründen.

Den als Pterygoid von *Echidna* aufgefassten Knochen finde ich, wie ich beschrieben habe, zuerst auf dem Stadium 50 von Semon. Er liegt hier an der Ventralfläche der Schädelbasis in dem Gebiet zwischen der Pars cochlearis der Ohrkapsel und der Wurzel der Ala temporalis. Auf diese Wurzel schiebt sich sein vorderes Ende rostralwärts vor. Diese Beziehungen, sowie die zu den Deckknochen, gehen am raschesten aus den Figg. 37 u. 38 hervor. Hinsichtlich der letzteren Beziehungen zeigt sich, dass das Pterygoid, wie auch im ausgebildeten Schädel, lateral von dem hintersten Teil des Palatinums liegt, mit seinem medialen Rande sich zugleich etwas ventral unter das Palatinum vorschiebend. Man trifft in einem Querschnitt, von lateral und ventral nach medial und dorsal an der Schädelbasis aufsteigend: „*Echidna*-Pterygoid“, Palatinum, „Säuger-Pterygoid“. Im Laufe der weiteren Entwicklung dehnt sich dann der Knochen weiter caudalwärts an die Ventralfläche der Pars cochlearis capsulae auditivae aus, von der er jedoch in der Hauptsache durch den *M. tensor tympani* getrennt bleibt, so dass er sich nur in einem beschränkten Gebiete mit ihr unmittelbar berührt (Fig. 7). Auch zu den Deckknochen der Umgebung tritt der Knochen, teils durch seine eigene Vergrösserung, teils durch das Wachstum jener in engere Beziehung, so dass er am erwachsenen Schädel mit dem Palatinum, dem „Säuger-Pterygoid“, Tympanicum und Goniale (*Processus anterior mallei*) in Verbindung steht. Mit

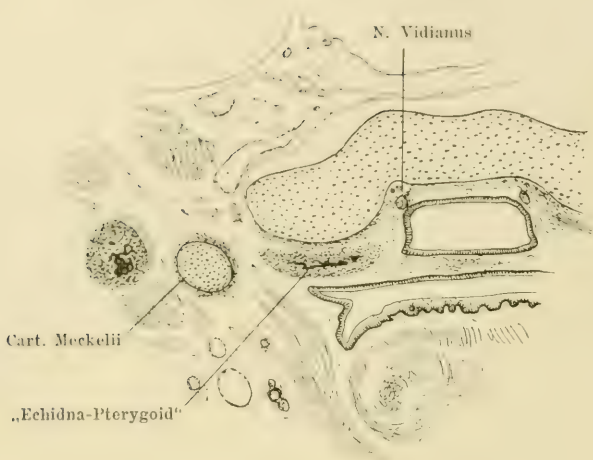


Fig. 37.

Echidna aculeata var. *typica*. Semon, Nr. 50. Obj. 4, Reihe 2, Schnitt 1.
Anlage des Echidna-Pterygoids unter der Ala temporalis.

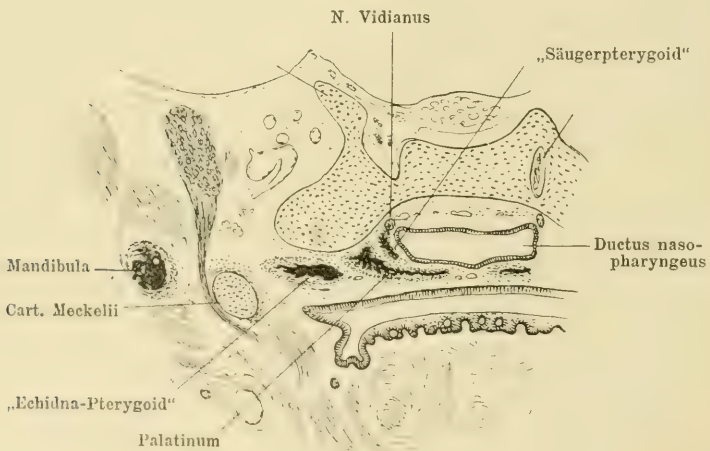


Fig. 38.

Echidna. Wie Fig. 37. Obj. 4, Reihe 1, Schnitt 2. Topographie des Echidna-
napterygoids. Palatinum und Säugerpterygoids an der Ventralfläche der Ala
temporalis.

dem Palatinum bildet er am erwachsenen Schädel die schräg verlaufende Pterygo-Palatin-Naht (die aber nur den Vorderrand des Pterygoids angibt, während der Hinterrand des Palatinums dorsal davon verborgen liegt); das „Säuger-Pterygoid“, das im Laufe der Entwicklung caudalwärts (über die Dorsalfläche des Palatinums hinweg) vorwächst, kommt so mit seinem hinteren Ende über das „Echidna-Pterygoid“ zu liegen und kehrt der medialen Randpartie des letzteren seinen eigenen ventralen Rand zu, allerdings durch eine ziemlich dicke Bindegewebsschicht von jener getrennt bleibend (wenigstens auf dem ältesten untersuchten Stadium, Semon 51a; s. Fig. 7); das Tympanicum legt sich mit seinem ventralen Rande eine Strecke weit eng dem Seitenrand des Pterygoids an, und davor gelangt auch noch das nach vorn-abwärts gerichtete Ende des Goniale (d. i. des Processus anterior mallei) zur Berührung mit diesem Seitenrand. Der eine breite Platte darstellende Knochen (das „Echidna-Pterygoid“) kehrt bekanntlich im ausgebildeten Schädel seine ausgedehnte ventrale Oberfläche gegen die Schleimhaut des Mundhöhlendaches (Fig. 8).

Dass für die Richtigkeit der bisherigen Auffassung des geschilderten Knochens als „Pterygoid“, d. h. als Nonmammalier-Pterygoid, sehr vieles spricht, kann wohl nicht bestritten werden. Der Knochen schliesst sich dem hinteren seitlichen Rande des Palatinums an, und zwar speziell eben der lateralen Partie des Palatinums, die, wie oben ausgeführt wurde, noch nicht zu der eigentlichen „Pars horizontalis“ zu rechnen ist, sondern direkt auf den alten Teil des Palatinums zurückgeführt werden muss. In den secundären Gaumen springt das Pterygoid kaum vor. Diese Lagebeziehung zum Palatinum spricht, wie ich früher schon betonte, zweifellos für die Deutung des fraglichen Knochens als Pterygoid. Ausschlaggebend kann sie hierfür freilich nicht sein, denn auch das „Säuger-Pterygoid“ zeigt ja bei den meisten Säugern die prinzipiell gleiche Lagebeziehung

zum Palatinum, die bei *Echidna* nur durch das eigenartige Verhalten des letzteren Knochens gestört ist.

Die zweite wichtigste Lagebeziehung, die hier Beachtung verlangt, ist die zu dem neuralen Cranium. Um sie richtig beurteilen zu können, muss man sich der ursprünglichen Herkunft und Lage des Pterygoids überhaupt erinnern. Das Pterygoid wird bekanntlich — und wohl mit Recht — seit O. Hertwig aufgefasst als ein Schleimhautknochen, der ursprünglich auf Zahnconerescenz zurückzuführen ist, und dessen erste Anlagerungsstelle am Knorpelschädel die Pars palatina des Palatoquadratum war. Somit stand es ursprünglich zur Basis des neuralen Schädels in keiner Beziehung. Bei den Säugern besitzen nun die beiden knöchernen Skeletstücke, die auf den Namen „Pterygoid“ Anspruch erheben, das allgemein verbreitete „Säuger-Pterygoid“ und das auf die Monotremen beschränkte „Echidnapterygoid“, letzteres wenigstens bei *Echidna* selbst, topographische Beziehungen zur Basis des neuralen Schädels, und es wird sich so die Frage erheben, wie dieselben wohl entstanden zu denken sind, und ob aus ihrer Art sich irgend ein Gesichtspunkt herleiten lässt, der für einen der beiden Knochen die wahre Pterygoid-Natur wahrscheinlicher macht als für den anderen.

Wo und wie überhaupt bei den Vorfahren der Säuger Beziehungen zwischen dem Pterygoid und der neuralen Schädelbasis sich anbahnen konnten, geht aus einer einfachen Überlegung hervor. Es scheint mir zweifellos, dass wir die Vorfahren der Säuger in solchen Reptilienformen zu suchen haben, die einen Processus basipterygoideus besaßen, denn dieser Fortsatz erscheint ja bei den Säugern wieder als Ala temporalis. Unter den recenten Reptil-Formen besitzen *Rhynchocephalen* und *Saurier*, sowie manche *Schlangen* zeitlebens einen gut entwickelten Processus basipterygoideus; — die letzteren scheiden natürlich hier von vornherein aus. Dasselbe gilt von

den Schildkröten, bei denen höchstens embryonal noch ein Processus basipterygoideus vorhanden ist (s. Abschnitt 5). Die beiden anderen Gruppen — und das gleiche gilt für manche ausgestorbene Formen — zeigen nun, dass der knöcherne Pterygopalatinbogen an dem Processus basipterygoideus gelenkig befestigt ist, und weisen damit auf die Stelle hin, von der aus zuerst die engeren topographischen Beziehungen des Pterygoids zur Schädelbasis sich anbahnen konnten. Von hier aus hatte das Pterygoid Gelegenheit, sich an die Schädelbasis medialwärts vorzuschieben.

Vergleicht man, von dieser Vorstellung ausgehend, die Anordnung der beiden Skeletstücke, die auf den Namen Pterygoid Anspruch erheben, miteinander, so scheint mir, dass das „Echidna-Pterygoid“ den zu stellenden Anforderungen mehr entspricht als das „Säuger-Pterygoid“. Denn das „Echidna-Pterygoid“ liegt lateraler; speziell unter der Wurzel der Ala temporalis nimmt es eine wesentlich mehr laterale Lage ein als das „Säuger-Pterygoid“ (s. Figg. 8, 38), ja es ragt sogar mit seinem lateralen Rande noch über das Gebiet der Wurzel der Ala temporalis (hinter dem am stärksten vortretenden Teil derselben) lateralwärts vor. Von diesem Skeletstück könnte man es sich also sehr leicht vorstellen, dass es früher noch weiter lateral, ohne Beziehungen zu dem neuralen Cranium, lag und dass es sich erst secundär an dieses vorschob.

Dazu kommt als drittes Moment das Verhalten des „Pterygoids“ von Ornithorhynchus. Hier ist der Knochen (cf. van Bemmelen, 1901) beweglich dem hinteren Teil des lateralen Palatinum-Randes angefügt, und zu ihm geht, nach Schulman (1906, S. 320) ein rudimentärer, von der Grenze des Sphenoids und des Petrosus entspringender Muskel. Daraus geht wohl hervor, dass wir es hier mit einem Skeletstück zu tun haben, das früher freier beweglich war. Nach den van Bemmelen'schen Abbildungen zu schliessen, entspricht die

Anlagerung des Pterygoids an das Palatinum der Gegend der Ala temporalis, und es scheint nicht unmöglich, dass das Pterygoid auch zu dieser noch Beziehungen besitzt. Die feste Anlagerung des Pterygoids von *Echidna* an den Neuralschädel wäre unter dieser Auffassung als sekundär zu betrachten.

So lässt sich sehr gut die Vorstellung begründen, dass das „*Echidna*-Pterygoid“ das echte Reptilien-Pterygoid repräsentiert. Für das „Säuger-Pterygoid“ ist die gleiche Vorstellung entschieden schwieriger, denn der Knochen liegt weiter medial, nicht nur bei *Echidna*, sondern auch bei den anderen Säugern. Der notwendig anzunehmende Verlagerungsprozess würde also hier schon wesentlich weiter gediehen sein. Zudem ist er stets fest mit dem Neuralschädel verbunden. Diese Überlegung kann also wohl dazu führen, in dem „*Echidna*-Pterygoid“ das wahre Pterygoid zu sehen, in dem „Säuger-Pterygoid“ dagegen ein Skeletstück, das schon von alters her an der Schädelbasis, medial von der Wurzel der Ala temporalis (resp. dem Processus basipterygoideus), lag.

Der Deutung, dass das „*Echidna*-Pterygoid“ dem echten Reptilien-Pterygoid entspricht, schliesst sich auch Fuchs an. Es kann sein, dass sie falsch ist, — und ich werde in einem der nächsten Abschnitte die anderen Möglichkeiten mit ihren Konsequenzen zu behandeln haben —, jedenfalls aber würde man wohl nicht behaupten können, dass dieser Irrtum durch Mangel an Gewissenhaftigkeit verschuldet sei; am allerwenigsten könnte wohl Fuchs etwas Derartiges sagen, der ja die gleiche Ansicht vertritt. Geht man aber von dieser Voraussetzung aus, so folgt, dass der weiter rostral gelegene Knochen, das „Säuger-ptyergoid“, eben nicht dem Reptilien-Pterygoid homolog ist, und da blieb, und bleibt auch jetzt noch, schlechterdings kein anderes Vergleichsobjekt übrig als das *Crust transversum parasphenoides*.

Für diesen Vergleich konnte ich in meinen früheren

Arbeiten auch eine Anzahl positiver Momente anführen. Zunächst die Topographie der beiden fraglichen Knochen zur Basis des neuralen Schädels. Das „Säuger-Pterygoid“ lagert sich der letzteren in dem Gebiet der Wurzel der Ala temporalis an und kann sich von hier aus nach hinten und nach vorn verschieden weit ausdehnen. Hierüber wurde schon oben (S. 338, 339) unter Hinweis auf die Figg. 1—23 ausführlich gehandelt. Mit dieser Lage des „Säuger-Pterygoids“ stimmt die des Crus transversum parasphenoidei der Saurier zwar nicht genau, aber doch soweit überein, dass eine Homologisierung beider Knochenstücke wohl als möglich erscheinen muss. Bei *Lacerta*, die ich zum Vergleich heranzog, weil hier die Dinge am besten bekannt sind, deckt embryonal der Querschenkel des Parasphenoids jederseits den vordersten Teil der Fenestra basiscranialis posterior und reicht nach vorn bis auf das Gebiet der Schädelbasis medial vom Abgang des Processus basipterygoideus, d. h. des Fortsatzes, dessen Homologie mit der Ala temporalis der Säuger ich seinerzeit (1902) begründete, und auf den Anfangsteil des Fortsatzes selbst. Das ist also ungefähr die gleiche Lage wie die des „Säuger-Pterygoids“, genauer: wie die der hinteren Teile desselben. Den vorderen (vor der Ala temporalis gelegenen) Teil desselben müsste man sich freilich als durch weiteres Vorwachsen neu entstanden denken, das würde aber doch an sich wohl nicht unmöglich sein. Bei *Echidna* konnte ich zudem ja feststellen, dass das „Säuger-Pterygoid“, das anfangs nur wenig über das Gebiet der Wurzel der Ala temporalis hinaus rostralwärts vorspringt, sich in der Folge tatsächlich noch weiter in dieser Richtung vergrößert. Und bis an den Vorderrand des Processus basipterygoideus reicht das Crus transversum parasphenoidei bei vielen Sauriern im erwachsenen Zustand auch, wie aus der Ausdehnung des Canalis parabasalis bis hierher hervorgeht (s. u.).

Weiter ist nun schon lange bekannt, dass bei den Sauriern

durch Anlagerung des Parasphenoids an das Sphenoidale ein Kanal zustande kommt, der den R. palatinus des Facialis und die A. carotis interna einschliesst und als Canalis Vidianus bezeichnet wird (Fig. 39 u. 40). Ich habe dafür, um den Eigennamen zu vermeiden, die Bezeichnung Canalis parabasalis vorgeschlagen¹⁾. Dass in ihm eine dem Canalis

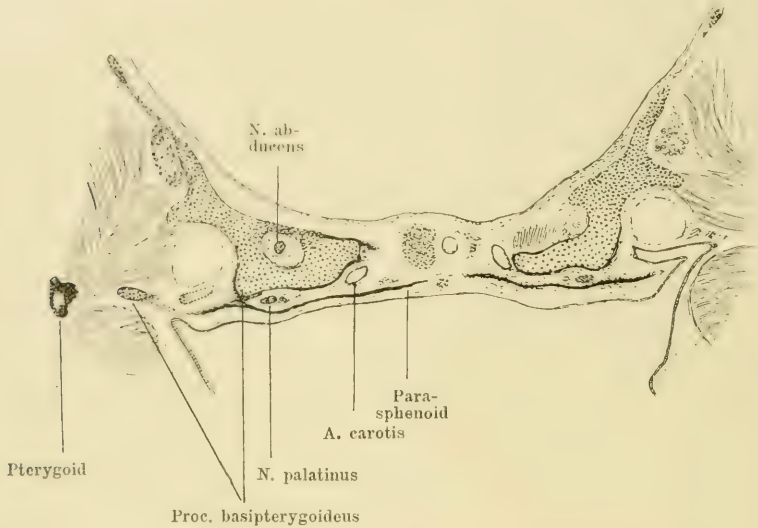


Fig. 39.

Lacerta agilis. Ganze Länge 47 mm. Crura transversa parasphenoidi dicht hinter den Processus basiptyergoidei. Canales parabasales.

ptyergoideus der Säuger-Anatomie sehr ähnliche Bildung vorliegt, wird wohl niemand bestreiten, es findet das auch in der Bezeichnung Canalis Vidianus, die schon J. G. Fischer (1853), aber auch neuere Autoren, wie Siebenrock, gebrauchen, seinen Ausdruck. Den Unterschied, dass bei den Säugern nur der N. Vidianus, nicht aber die A. carotis in den Kanal eingeschlossen wird, hob ich in meiner früheren Arbeit schon hervor; zugleich aber wies ich auch darauf hin, dass

¹⁾ Über diesen Namen siehe oben S. 349.

nach dem Befunde an einem Marsupialierschädel zu schliessen, hier wohl auch die Carotis interna zwischen dem Deckknochen und der Schädelbasis verlaufe. Diese Vermutung finde ich bei einem Embryo von *Perameles* tatsächlich bestätigt. Wie Fig. 9 zeigt, läuft hier nicht nur der Nerv, sondern auch die Arterie zwischen primordialis Schädelbasis und Deckknochen.

Über den Nerven, der bei den Sauriern in den *Canalis parabasalis* eingeschlossen wird, sei noch folgendes bemerkt. In der Hauptsache ist der fragliche Nerv der *R. palatinus* des *N. facialis*, nach den Angaben von J. G. Fischer u. a. ist aber doch auch schon bei Sauriern damit zu rechnen, dass der Nerv auch sympathische Elemente enthält. Dies ist zu folgern aus dem Verhalten des Nerven, den Fischer *R. communicans internus rami palatini cum Glossopharyngeo* nennt, eines Nerven, der meist vom *N. palatinus* (bisweilen aus dem Ganglion geniculi) rückwärts zum Ganglion petrosum des *Glossopharyngeus* verläuft, „sich aber dann oft unter diesem Ganglion durch in den Halsteil des *Sympathicus* verfolgen lässt“. „Ja, in einigen Fällen (*Lacerta ocellata* . . .) findet sogar eine gänzliche Umgehung des Ganglion petrosum und des *Glossopharyngeus* statt, und der aus dem *R. palatinus* entsprungene Nerv geht direkt in den sympathischen Halsteil über“ (J. G. Fischer, 1852, S. 193). Fischers Angabe wird für *Varanus bivittatus* von Miss Grace B. Watkinson (1906) bestätigt: „*Ramus communicans internus rami palatini cum glossopharyngeo* arises from palatinus before it enters *canalis Vidianus*, and runs posterior, close under the skin of the throat and median to the ear, to the ganglion petrosum of *glossopharyngeus*. It does not fully unite with the ganglion, however, but leaving it again, runs directly posterior as the cervical stem of *nervus sympathicus*.“ Auch Versluys (1898) und Bender (1906) haben diese Verbindung behandelt. Somit ist auch der in den *Canalis parabasalis* bei den Sauriern eingeschlossene Nerv nicht mehr rein als *R. palatinus* des *Facialis* zu betrachten, und die Bezeichnung „*N. Vidianus*“ für die in dem Kanal eingeschlossene Verlaufsstrecke — eine Bezeichnung, die sich bei älteren Autoren findet, und die auch J. G. Fischer gelegentlich verwendet — erscheint, nach Analogie mit der Nomenklatur bei den Säugern, nicht ganz unberechtigt. Ich füge hinzu, dass auch bei den Schildkröten H. Bendz schon 1843 Verbindungen des *R. palatinus* mit dem *Glossopharyngeus* beschrieb, die neuerdings (1906) von O. Bender sehr genau behandelt wurden, und von denen der letztere bemerkt, dass sie einerseits den tiefen Kopfteil des *Sympathicus* repräsentieren, ausserdem aber auch Schleimhautnerven für das Rachendach führen. Fuchs, dessen Literatur-Kenntnis und Berücksichtigung sich meist in sehr bescheidenen Grenzen hält, beschreibt

ebenfalls (1910, S. 83, 84) bei *Chelone* einen „*N. petrosus profundus major*“, der sich dem *N. palatinus* anlegt, über dessen hintere Verbindung aber nichts gesagt wird. Jedenfalls geht hieraus hervor, dass auch bei den Schildkröten wohl wenig dagegen einzuwenden wäre, wenn man, von der Vereinigung des *Palatinus* mit jenen Nerven an, die Bezeichnung *N. Vidianus* oder, wie ich vorgeschlagen habe, *N. parabasalis*, verwendete.

Aus diesen Erörterungen geht übrigens wohl hervor, wie wünschenswert es war, den Namen „*N. canalis pterygoidei*“, den die B. N. A. für „*N. Vidianus*“ vorgeschrieben haben, durch einen indifferenten („*N. parabasalis*“) zu ersetzen, wie ich es getan habe. Denn für die Saurier war die Bezeichnung „*N. canalis pterygoidei*“ doch sicher unmöglich. Fuchs war also nach jeder Richtung hin sehr im Unrecht, als er glaubte, mich wegen dieses Vorschlages abkanzeln zu dürfen (s. auch S. 349).

Dagegen bezeichnet Fuchs es mit Recht als falsch, dass auf S. 745 meiner *Echidna*-Arbeit auch *Sphenodon* unter den Formen genannt ist, bei denen der *N. palatinus* in einen *Parabasalkanal* eingeschlossen wird. Was mich zu dieser irrtümlichen Angabe veranlasst hat — ich selbst habe leider bisher nie Gelegenheit gehabt, *Sphenodon* zu untersuchen — weiss ich nicht mehr; jedenfalls war damals schon durch Versluys (1898) mit Bestimmtheit festgestellt, dass der *Palatinus* von *Sphenodon* nicht durch den *Canalis Vidianus* verläuft. Dasselbe konnte aus der Schilderung von Osawa (1898) erschlossen werden und ist auch von Bender bestätigt worden. Fuchs bestätigt es durch Untersuchung von *Sphenodon*-Embryonen.

Diese Besonderheit von *Sphenodon* hängt wohl mit der geringen Entwicklung der Seitenteile des *Parasphenoid* zusammen.

Zwei andere Besonderheiten im Verlaufe des *N. palatinus*, die von Versluys erwähnt werden und sich bei *Chamaeleon vulgaris* und *Amphisbaena fuliginosa* finden, entziehen sich bisher dem genaueren Verständnis.

Endlich wies ich noch auf eine, wenn auch untergeordnete, Übereinstimmung kurz hin: Bei den Sauriern gibt das *Parasphenoid* seine Selbständigkeit frühzeitig auf und verschmilzt mit dem *Sphenoid*, und die gleiche Tendenz zur Fusion mit dem *Sphenoid* lässt bekanntlich auch das „*Säuger-Pterygoid*“ bei manchen Formen erkennen.

Ein Einwand, den man meinem Vergleich machen könnte, ist, dass das *Säugerpterygoid* eine grossenteils vertikal stehende Knochenplatte darstellt, während das *Parasphenoid* der Non-

mammalia horizontal an der Schädelbasis liegt. Indessen kommt dieser Unterschied als Hindernis für die Homologisierung nicht in Betracht. Die Figg. 1—23 zeigen, dass auch das Säuger-Pterygoid sich an die Schädelbasis hält und dass seine Aufrichtung in die vertikale Stellung mit der Konfiguration jener zusammenhängt: mit dem oben (S. 334) besprochenen Verhalten des Wurzelabschnittes der Ala temporalis. In bezug auf dieses Verhalten ist es ganz interessant, dass auch bei manchen Sauriern der Processus basipterygoideus nicht rein lateralwärts vorspringt, sondern zugleich auch ventralwärts gerichtet ist.

Den wichtigsten Einwand, den man meiner Vorstellung machen konnte und der mich selbst lange genug bedenklich machte, dass nämlich die Säuger-Pterygoide selbständige paarige Knochenstücke, die Crura transversa parasphenoidei aber nur Teile eines einheitlichen Skeletstückes sind, habe ich schon in meiner früheren Arbeit eingehend behandelt (1905, S. 902—904). Alles dort Gesagte zu wiederholen, halte ich für unnötig; ich begnüge mich hier mit einigen Zusätzen. Zunächst gebe ich in Fig. 40 einen Schnitt aus der schon in meiner früheren Arbeit erwähnten *Lacerta*-Serie (*Lacerta agilis* von 35 mm) wieder, der die selbständige Entstehung der beiden Crura transversa parasphenoidei zeigt. Ein Crus longitudinale ist hier noch nicht vorhanden, jene beiden Knochenstücke sind ganz isoliert. Die gleichen Bilder finde ich bei Embryonen von *Anguis fragilis* (von 48, 55, 60 mm Gesamtlänge). Auch hier zeigt sich jederseits unter der A. carotis und dem N. palatinus ein schmaler Knochenstreifen, nach vorn bis unter den Processus basipterygoideus reichend, ohne Verbindung mit einem Crus longitudinale. Ein solches ist in den *Anguis*-Serien eben im Entstehen (unter der Hypophyse), in der *Lacerta*-Serie fehlt es noch.

Sonach entstehen also die beiden Seitenteile des Parasphenoids, die den Canalis parabasalis bilden helfen, selb-

ständig, an Ort und Stelle und früher als der mediane Teil. Damit ist ihre Vergleichbarkeit mit den Säuger-„Pterygoiden“ doch wohl nicht ausser dem Bereich der Möglichkeit gelegen.

Ich weise dabei aufs neue auf die Angabe von Siebenrock (1892, S. 169) hin, dass bei Scincoiden das Parasphenoid zeitlebens ein selbständiger Knochen bleibt. Die Schilderung sowie die Abbildung Fig. 2 auf Taf. XI (*Lygosoma smaragdinum*) lassen keinen Zweifel, dass Siebenrock hier unter „Parasphenoid“ nur den un-

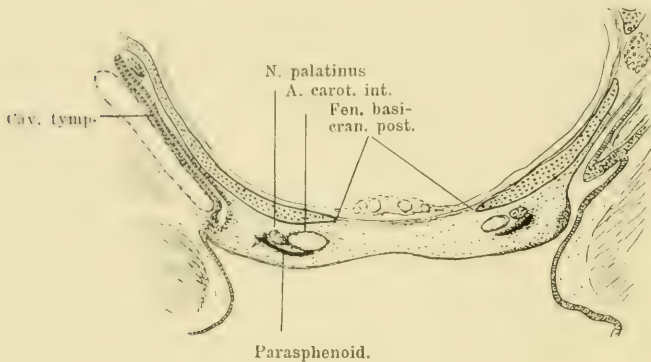


Fig. 40.

Lacerta agilis, ganze Länge 34 mm. Selbständige Entstehung des Crus transversum parasphenoidei unter dem N. palatinus und der A. carotis, an dem vorderen Teil der Basalplatte.

paaren Teil dieses Knochens („die Deichsel“) versteht, und dass die Seitenteile mit dem Basisphenoid zur Bildung der Canales Vidiani (auch Siebenrock braucht diese Bezeichnung) verwachsen sind. Danach wäre für die Scincoiden in dieser Gegend eine recht weit gehende Ähnlichkeit mit den Säugern zu erwarten. Die Untersuchung embryologischen Materiales wäre sehr erwünscht.

Nur einen Einwand könnte man hier machen: Die selbständigen Knochenstreifen, die ich bei *Lacerta* und *Anguis* finde, liegen (Fig. 40) seitlich von der Gegend der Fenestra basicranialis posterior unter dem vordersten Teil der Basalplatte, also noch caudal von dem Processus basiptyergoideus.

Aus der Fig. 41 geht aber doch wohl hervor, dass sie sich wenigstens bei *Anguis* im Laufe der weiteren Entwicklung (für die mir die nötigen Stadien fehlen) noch erheblich weiter nach vorn, bis an den Vorderrand des Processus basipterygoideus, ausdehnen. Denn soweit reicht im erwachsenen Schädel (— bei vielen Sauriern —) der Canalis parabasalis nach vorn¹⁾. Somit wäre allerdings für die erste Entstehung eine caudalere Lage anzunehmen, als dem „Pterygoid“ der Säuger entspricht, wie das letztere ja auch im ausgebildeten Zustand etwas weiter nach vorn ragt als das Crus transversum parasphenoidei. Auf diesen Unterschied wird noch zurückzukommen sein.

Weiter möchte ich hier noch darauf hinweisen, dass schon bei manchen Sauropsiden die beiden Seitenteile des Parasphenoids sich sehr scharf von dem mittleren longitudinalen Teil absetzen. So zeigt das Parasphenoid bei *Sphenodon* auf der Abbildung (Fig. 9 auf Taf. III) von Schauinsland (1903), sowie auf der (Fig. 6 auf Taf. IV) von Howes und Swinerton (1901) einen tiefen medianen von hinten her vordringenden Einschnitt; ein ähnlicher tiefer Einschnitt findet sich an dem Parasphenoid des Hühnchens auf dem von Tonkoff modellierten Embryonalstadium, sowie, wenn auch nicht so tief, auf meinem Eidechsenmodell. Geht man von einem derartig gestalteten Parasphenoid aus, so macht es keine grossen Schwierigkeiten, sich das Selbständigwerden der Seitenteile vorzustellen: es wäre dazu nur nötig, dass der Längsschenkel zugrunde ginge. Und ein solches Zugrundegehen ist, wie ich schon früher ausführte, bei den Säugern ganz verständlich durch die vollständigere Verknorpelung und nachfolgende Verknöcherung des primordialen Craniums am Boden der Orbito-

1) Leider fehlen mir die entsprechenden Stadien, um die Entstehung dieses vordersten Teiles des Parabasalkanales genau zu verfolgen.

temporalregion, speziell durch die Bildung eines dem Primordialcranium angehörigen Bodens der Sella turcica¹⁾. Der Nachweis eines kleinen median gelegenen Parasphenoidrestes bei *Didelphys*, durch Fuchs, widerspricht dieser Vorstellung durchaus nicht; dieser Rest kann seiner Lage nach, wie auch Fuchs selbst sagt, nur auf den Längsschenkel des Knochens zurückgeführt werden, und sein Nachweis sagt noch nichts über den Verbleib der beiden Seitenschenkel. Eine Überlegung, die das Erhaltenbleiben der letzteren verständlicher machen könnte, führte ich schon in meiner früheren Arbeit (1905, S. 305) an.

Somit lässt sich eine nicht unbeträchtliche Anzahl von Momenten anführen, die zugunsten des Vergleiches: Säuger-Pterygoid = *Crus transversum parasphenoidi* sprechen.

Fuchs erhebt gegen diesen Vergleich mehrere Einwände. Zunächst einen mehr allgemeinen. Die Beziehungen der Seitenteile des Parasphenoids zur Fenestra basicranialis posterior, die auf dem von mir hergestellten und von Fr. Ziegler in den Handel gebrachten Modell des embryonalen Eidechsen-schädels gut erkennbar sind, veranlassen ihn zu der Vorstellung, dass es bei den Sauriern „eine wichtige funktionelle Bedeutung“ der Seitenteile des Parasphenoids sei, die genannte Fenestra, wenigstens zum Teil, zu verschliessen, und dass überhaupt ein Zusammenhang bestehe zwischen der Ausbildung jener und der genannten Fenestra. Und auf Grund dieser Vorstellung meint er weiter, dass man für die Vorfahren der

¹⁾ Dieser Vorgang wäre somit sehr anders, als der, den Fuchs für seine auf den Seiten 354 u. ff. erörterte Vorstellung annehmen muss. Denn dort, beim Palatinum, müsste man sich vorstellen, dass aus einem früher einheitlichen Knochen bei *Echidna* ein Abschnitt gewissermassen herausgeschnitten worden sei, während hier es sich nur um das Selbständigwerden von Teilen handelte, die selbständig entstehen und die zudem schon vorher scharf von den übrigen Abschnitten des Knochens abgesetzt waren, zu deren völliger Abtrennung demnach das Zugrundegehen des Längsschenkels des Knochens genügen musste.

Säuger eine Form des Parasphenoids anzunehmen habe, die mehr der des Sphenodon-, als der des Saurier-Parasphenoids ähnlich war, d. h. ein Parasphenoid mit schwach entwickelten und rudimentären Seitenteilen, woraus folge, „dass dann bei den echten Säugern gerade die hinteren, namentlich die hinteren seitlichen Teile . . . naturgemäss zuerst verloren gehen mussten und noch am längsten sich der vordere spiessartige Teil, die sogenannte Deichsel, erhalten konnte.“

Von dieser Auffassung ist zunächst die Voraussetzung sehr angreifbar; die Annahme eines Zusammenhanges zwischen der Ausbildung der Seitenteile des Parasphenoids und der der Fenestra basicranialis posterior wird durch die Tatsachen durchaus nicht gestützt. Bei *Lacerta* verschliessen die Seitenteile des Parasphenoids nur einen sehr schmalen vorderen Streifen der Fenestra basicranialis posterior, während der bei weitem grössere hintere Abschnitt der Fenestra unverdeckt bleibt. An dem späteren knöchernen Verschluss dieses grossen Fenster-Abschnittes ist das Parasphenoid unbeteiligt, er erfolgt durch Ossification des hier gelegenen Bindegewebes von einer zuerst ventral auftretenden Knochenlamelle aus (Ersatzknochen ohne Ossification; cf. Gaupp, 1905 b, S. 772). Danach scheint es mir denn doch gewagt, zu behaupten, dass die Aufgabe, die Fenestra bcr. post. zu verschliessen, „typisch gerade für das Parasphenoid der Lacertilier“ sei. Auch andere Formen zeigen, dass ein Zusammenhang zwischen der Entwicklung der Seitenteile des Parasphenoids und dem Vorhandensein einer Fenestra bcr. post. bei ihnen nicht besteht. Bei *Rana* fehlt eine Fenestra basicranialis post., und trotzdem sind die Seitenteile des Parasphenoids stark entwickelt und schieben sich auf die Unterfläche der Ohrkapseln vor. Und ebenso zeigt das von Tonkoff hergestellte Modell des embryonalen Hühnchenschädels nur eine ganz minimale Fenestra, aber sehr grosse Seitenteile des Parasphenoids, die mit jener Fenestra gar nichts

zu schaffen haben, sondern sich auf die Ventralfläche der Partes cochleares der Ohrkapseln heraufschieben. Die Entwicklung dieser Seitenteile hängt also von anderen Momenten ab als von dem Vorhandensein oder Fehlen einer Fenestra basiscranialis posterior.

Aber selbst wenn man für die Säuger-Vorfahren ein Parasphenoid mit schwach entwickelten Seitenteilen annimmt, so brauchten deshalb noch lange nicht „naturgemäss“ diese Seitenteile zuerst verloren gehen. Ich habe früher schon (1905a, S. 305) gezeigt, dass am Säugerschädel gerade die „Deichsel“ des Parasphenoids entwertet werden musste, während man es sich wohl vorstellen könne, wie bei der Ausbildung des sekundären Gaumens und der typischen Anordnung der Kieferknochen der Säuger die Palatina und damit der ganze Oberkieferapparat an den Seitenteilen des Parasphenoids eine Stütze finden konnten. Und gerade am Sphenodon-Parasphenoid sind ja, wie ich oben schon auf Grund der Abbildungen von Schauinsland, sowie von Howes and Swinnerton hervorhob, die Seitenteile sehr scharf von dem mittleren Längsschenkel abgesetzt.

Ein weiterer von Fuchs vorgebrachter Einwand geht lediglich von dem Verhalten des „Säuger-Pterygoids“ von *Echidna* aus und würde somit vom Fuchsschen Standpunkte aus gar keine Gültigkeit für das „Pterygoid“ der übrigen Säuger haben, da ja Fuchs den von mir bei *Echidna* gefundenen Knochen (den „angeblich neuen“ Knochen!) für die Pars perpendicularis palatini hält. Ich brauchte danach hier auch nicht auf ihn einzugehen. Da es mir jedoch keine Frage ist, dass der von mir bei *Echidna* gefundene Knochen das „Pterygoid“ der übrigen Säuger repräsentiert, so mag der Fuchssche Einwand, der von ihm ausgeht, hier mit behandelt sein.

Von dem „angeblich neuen“ Knochen von *Echidna* behauptet Fuchs (1910, S. 70), dass er von vorn her an den

Processus basipterygoideus (d. h. an die Wurzel der Ala temporalis) herankomme und in dessen Bereiche sein caudales Ende finde, als Ganzes also im wesentlichen vorn von dem Processus liege, während das Crus transversum parasphenoidei bei *Lacerta* „im günstigsten Falle“ jederseits von hinten her bis an den Processus basipterygoideus heranreiche und in dessen Bereich sein vorderes Ende finde, somit als Ganzes im wesentlichen caudal von dem Processus liege. „Das ist also doch ein Unterschied, und zwar meines Erachtens kein geringer. Man müsste für die fraglichen Teile des Parasphenoids eine sehr starke Verschiebung nach vorn annehmen, um sie mit dem angeblich neuen Knochen der *Echidna* in Beziehung zu bringen. Eine solche Verschiebung findet sich aber sonst nirgends.“ Hierzu habe ich schon in meiner ersten Entgegnung bemerkt, dass Fuchs sich hier wieder um das, was ich an den Semonschen Serien festgestellt habe, gar nicht bekümmert hat. Denn ich habe (1908, S. 742) gefunden, dass der fragliche Knochen schon auf dem jüngsten Stadium, auf dem er erkennbar ist, der Ala temporalis anliegt, und dass er sich von hier aus nach vorn und hinten weiter ausdehnt, und zwar caudalwärts bis auf den medialen Umfang des vordersten Teiles der Pars cochlearis capsulae auditivae, rostralwärts bis an den Processus maxillaris posterior der Nasenkapsel. Die Fuchssche Behauptung, soweit sie sich auf *Echidna* bezieht, ist also falsch. Richtig ist, was ich schon oben aussprach, dass das „Säuger-Pterygoid“ gewöhnlich, und so auch bei *Echidna*, sich etwas über das Gebiet der Ala temporalis hinaus rostralwärts ausdehnt, was das Crus transversum parasphenoidei, soweit bekannt, nirgends tut. Dagegen ist es wieder falsch, den Befund bei einer erwachsenen *Lacerta vivipara* zu verallgemeinern und zu glauben, dass das Crus transversum parasphenoidei bei den Sauriern immer nur bis zu dem Processus basipterygoideus reiche, mit diesem selbst

aber in keine Beziehung trete: bei sehr vielen Sauriern durchsetzt im erwachsenen Zustand der Parabasalkanal die Wurzel des Processus basipterygoideus in ihrer ganzen sagittalen Ausdehnung, was doch wohl nur so zu verstehen ist, dass das Crus transversum parasphenoidei sich bis an den Vorderrand des primordialen Processus basipterygoideus ausdehnt (s. u.).

Immerhin ist ganz unbestreitbar, dass man, wenn man das Säuger Pterygoid für das Crus transversum parasphenoidei hält, eine Vergrösserung des Knochens in rostraler Richtung oder aber eine Totalverschiebung desselben in dieser Richtung annehmen muss. Auf die Behauptung von Fuchs: „Eine solche Verschiebung findet sich aber sonst nirgends“ brauche ich wohl nicht einzugehen; sie zeigt doch eigentlich nur, dass Fuchs sich seine Aussprüche manchmal nur recht wenig überlegt. Hält er doch selbst das Echidna-Pterygoid, das weit hinten neben dem Tympanicum liegt, für homolog dem Knochen, der bei anderen Säugern die mediale Lamelle des Keilbein-Flügelfortsatzes bildet. Muss er dazu keine Verschiebung annehmen?

Meines Erachtens brauchten wir uns nun aber nicht mit der blossen Annahme zu begnügen, dass das „Säuger-Pterygoid“ sich aus einer früher mehr caudalen Lage rostralwärts vorgeschoben habe, sondern könnten diese Verschiebung sogar mit sonstigen Umbildungen des Schädels in Zusammenhang bringen. Wie oben geschildert, legt sich der seitliche Teil des Parasphenoids bei den Sauriern ventral von dem vordersten Teil der Basalplatte seitlich von der Fenestra basicranialis posterior an, also unter dem Gebiet der Basalplatte, aus dem, nach der von mir begründeten Anschauung, die Pars cochlearis der Ohrkapsel der Säuger hervorgeht. Es scheint mir nun gar nicht so fern liegend, dass diese Umbildung der Basalplatte zu einem Teile der Ohrkapsel eine Verdrängung des Deckknochens in rostraler Richtung zur Folge hatte. Es liesse sich so die Anschauung begründen, dass die Vergrösserung der

beiden Sinneskapseln, der Ohr- und der Nasenkapsel, die Ursache für die Annäherung des „Säuger-Pterygoids“ und des Palatinums wurde, indem durch die Ausbildung der Pars cochlearis capsulae auditivae das „Säuger-Pterygoid“ rostralwärts, durch die Vergrößerung der Nasenkapsel und ihre Unterschiebung unter den vordersten Teil des Cavum cerebrale cranii das Palatinum caudalwärts verschoben wurde. Dass wir mit der letzteren Verschiebung rechnen müssen, ist klar: das Palatinum der Säuger, und zwar seine Pars primaria, kommt ja caudal bis dicht oder nahe an die Ala temporalis heran, liegt also viel weiter caudal als das Palatinum der Reptilien. Da bedurfte es nur einer sehr geringen Vorwärtsschiebung des Crus transversum parasphenoidei, um beide Knochen miteinander in Berührung zu bringen.

Die eben gegebene Auseinandersetzung ist rein hypothetisch; sie soll nur zeigen, dass die Möglichkeit, die rostrale Verschiebung des Crus transversum parasphenoidei und seine Annäherung an das Palatinum verständlich zu machen, wohl vorliegt, und dass somit auch von hier aus ein stichhaltiger Einwand gegen die Vorstellung, dass das Säuger-Pterygoid auf das Crus transversum parasphenoidei zurückzuführen sei, nicht erhoben werden kann.

Fuchs bestreitet nun ferner (S. 52 u. 53) mit grosser Entschiedenheit, dass der „Canalis Vidianus“ der Säuger mit dem der Saurier vergleichbar sei. „Ich werde aber dagegen jetzt beweisen, dass die beiden Kanäle einander nicht homolog sind und überhaupt nicht sein können. Denn: 1. kommen sie auf ganz verschiedene Weise zustande; 2. liegen sie an ganz verschiedenen Stellen.“ Und darauf folgt dann das, was Fuchs „Beweise“ nennt. Nämlich: „ad 1. Der Canalis pterygoideus der Säuger entsteht dadurch, dass sich ein paariger, seitlich gelegener Deckknochen jederseits an der Unterseite der Schädelbasis von lateral nach medialwärts vorschiebt; der Canalis

parabasis der Saurier dadurch, dass sich ein unpaarer, median gelegener Deckknochen lateralwärts verschiebt. Die Entwicklung der beiden Kanäle ist demnach durchaus verschieden.“

Dieser erste „Beweis“ erledigt sich durch das, was über die Entwicklung des Parasphenoids bei *Lacerta* und *Anguis* gesagt wurde. Die Seitenteile des Parasphenoids entstehen hier zuerst, vor dem medianen Teil, und zwar an Ort und Stelle ventral von dem *N. palatinus* und der *A. carotis*, und erst später erfolgt die Bildung des medianen Teiles und seine Vereinigung mit den seitlichen. Diese Entstehung des *Canalis parabasis* ist also nicht „durchaus verschieden“ von der des *Canalis pterygoideus* der Säuger, wie Fuchs sagt, sondern prinzipiell gleich. Auf die oben mitgeteilte Angabe Siebenrocks über das Parasphenoid der Scincoiden sei dabei nochmals besonders hingewiesen.

Fuchs fährt fort: „ad 2. Die verschiedene Lage der beiden Kanäle wird dadurch gegeben, dass der *Canalis parabasis* viel weiter caudal liegt als der *Canalis pterygoideus*, wie aus folgendem hervorgeht. Ich habe oben gezeigt, dass der Nervenkanal bei den Säugern (*Didelphys*) an derjenigen Stelle der Schädelbasis liegt, die dem *Processus basipterygoideus* der Reptilien entspricht . . . Er befindet sich also in der hinteren Orbitalregion, etwa entsprechend der sagittalen Ausdehnung der Hypophyse. Diese Lage hat der *Canalis parabasis* bei den Sauriern niemals; er liegt durchaus rückwärts vom *Processus basipterygoideus*, durchaus caudal von der Hypophysengegend, unter dem die *Fenestra basicranialis postica* seitlich begrenzenden Schädelabschnitte . . . Dementsprechend liegen auch die betreffenden Knochenteile, das Pterygoid der Säuger und die seitlichen Teile des Parasphenoidquerschenkels der Saurier, an ganz anderen Stellen. Jenes beginnt am *Processus basipterygoideus* und erstreckt sich von hier aus nach vorn, liegt also im ganzen vor dem *Processus*; diese hingegen

hören nach vorn zu bereits am caudalen Abschnitt des Processus auf und liegen durchaus rückwärts von ihm.“

Diese Behauptung ist zwar wieder sehr bestimmt, aber falsch. Ich gebe in Fig. 41 einen Durchschnitt durch den Kopf einer erwachsenen *Anguis fragilis*, entsprechend dem vordersten Teil des Parabasalkanales. Die Figur zeigt in der Mitte die Hypophysengrube mit der Hypophyse, seitlich davon den Proc. basiptery-

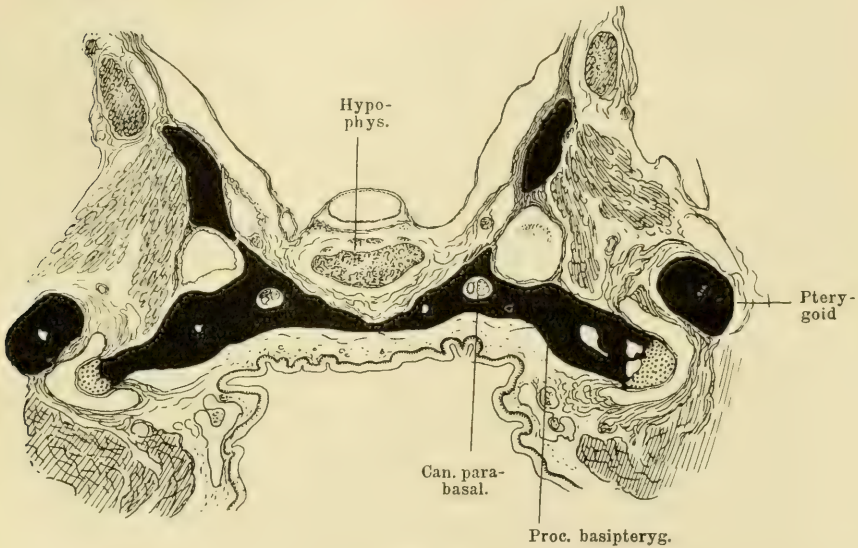


Fig. 41.

Anguis fragilis, erwachsenes Tier. Schnitt durch den vordersten Teil des Processus basipterygoideus mit dem Canalis parabasalis.

goideus, an seiner Wurzel durchbohrt von dem Canalis parabasalis, der den N. palatinus und eine Arterie beherbergt. Wenn wir noch hinzufügen, dass der Schnitt nahe dem vorderen Rande des Processus basipterygoideus geführt ist, und dass der Parabasalkanal die Wurzel des Fortsatzes in der ganzen longitudinalen Ausdehnung derselben durchsetzt, so sehen wir, dass hier all das vereinigt ist, was Fuchs als „bei den Sauriern niemals“ vorkommend bezeichnet. Und dass die Dinge

auch bei manchen anderen Sauriern so liegen, hätte Fuchs aus den Schilderungen von Siebenrock ersehen können, wenn er es für nötig befunden hätte, dieselben, die wohl das Beste sind, was wir über den erwachsenen Saurierschädel besitzen, nachzusehen. Denn Siebenrock sagt z. B. von den Agamiden ganz deutlich (1895, S. 1101): „Endlich durchbricht der *Canalis Vidianus* den *Processus pterygoideus* an seiner Basis in sagittaler Richtung“, oder von *Brookesia superciliaris* (1893, S. 79): „An der Basis wird jeder *Processus pterygoideus* sagittal vom *Canalis Vidianus* durchsetzt.“ Der Kanal liegt also nicht „durchaus rückwärts vom *Processus basiptygoideus*, durchaus caudal von der Hypophysengegend“, sondern mit seinem vorderen Abschnitt im Bereich des *Processus* und somit auch im Bereich der Hypophysengegend, — wie der „*Canalis pterygoideus*“ bei Säugern. Das sind Fuchssche „Beweise“.

Fuchs hat sich dabei nur an die Befunde bei *Lacerta vivipara* gehalten, wo, seiner Angabe nach, der *Processus basiptygoideus* sich an der Bildung des *Canalis parabasalis* „nicht die Spur“ beteiligt (S. 53, Anm.) Auf diesen Befund legt er ungeheuren Wert und gibt ihm allgemeine dogmatische Bedeutung. So heisst es (S. 77, Anm.): „Dabei muss besonders bemerkt und kann Gaupps Vergleichen und der dazu vorgenommenen hohen Verwertung des *Processus basiptygoideus* gegenüber gar nicht genug betont werden, dass der *Processus basiptygoideus* sich ja überhaupt nicht an der Bildung des Nervenkanales beteiligt, wie oben bereits für die erwachsene *Lacerta vivipara* angegeben. Er wird gebildet . . durch das *Parasphenoid* und solche Teile des *Basisphenoids*, die medio-caudalwärts von dem *Processus* gelegen sind.“ Ein Blick auf die Figur 41 wird Fuchs zeigen, dass keine Veranlassung vorlag, den Befund bei *Lacerta vivipara* so gar überschwänglich zu feiern.

An das „Säuger-Pterygoid“ von *Echidna* knüpft endlich noch eine ganz seltsame Überlegung an, mit der Fuchs (S. 75) zeigen will, dass dieser Knochen nichts mit dem *Parasphenoid* der *Nonmammalia* zu tun haben könne. Sie gründet sich auf das Verhalten des *N. Vidianus* von *Echidna* zu dem Säuger-

Pterygoid und des N. palatinus der Saurier zu dem Parasphenoid. Bekanntlich läuft der letztere auf der Dorsalfläche des (horizontal gelagerten) Parasphenoids, zwischen dieser und der primordialen Schädelbasis nach vorn, während der N. Vidianus bei Echidna zunächst medial von dem mehr oder minder vertikal stehenden „Säugerpterygoid“ nach vorn zieht, um dann den Knochen in lateralwärts gerichtetem Verlauf zu durchbohren. Fuchs folgert nun, dass, wenn man sich den Knochen von Echidna in die horizontale Lage zurückgebracht denkt (durch lateralwärts gerichtete Hebung seines unteren Randes), der Nerv auf die Unterseite des Knochens zu liegen kommen und ihn von unten nach oben durchbohren müsste! „Wir hätten also ein den Verhältnissen der Lacerta durchaus entgegengesetztes Verhalten, um so mehr, wenn man sich klar macht, dass eine Durchbohrung des Crus transversum parasphenoidei der Lacerta durch den Nerven, zumal nach Art der Durchbohrung des angeblich neuen Knochens bei Echidna, geradezu eine morphologische Unmöglichkeit ist.“

Diese Überlegung hält sich denn doch wohl zu sehr an der Oberfläche der Erscheinungen. Ich habe festgestellt, dass auch bei Echidna der Nerv anfangs (in früheren Embryonalstadien, auch noch in Stadium 48a) zwischen dem von mir gefundenen Knochen und der Basis des Primordialschädels lateralwärts tritt, und dass seine Umschliessung durch den Knochen somit ein sekundärer Vorgang ist. Dieselbe Auffassung ergibt sich aus dem Vergleich mit anderen Säugern (siehe S. 346 u. ff.). Wie kann man einen solchen durch sekundäre besondere Vorgänge erreichten Endzustand nehmen und ihn so wie er ist mit dem angenommenen Ausgangszustand vergleichen wollen, ohne zugleich jene sekundären Vorgänge rückgängig zu machen? Dass dabei etwas Paradoxes herauskommen muss, ist doch selbstverständlich. Darin liegt ja gerade der Wert embryologischer

Untersuchungen, dass sie uns vor derartigen Trugschlüssen bewahren, indem sie zeigen, wie der ausgebildete Zustand sich herstellt und was an ihm abzuziehen oder zu ändern ist, wenn man ihn mit anderen vergleichen will. Die wichtigste Beziehung des N. Vidianus ist die zur primordialen Schädelbasis, die zu den Deckknochen ist secundärer Natur und sehr verschiedenartig. Was das Säuger-Pterygoid anlangt, so haben wir von dem Zustand auszugehen, wo der Nerv dorsal von dem Knochen, zwischen diesem und der Basis des Primordialschädels liegt, sei es, dass er schon vom hinteren Ende des Knochens an diese Lage einnimmt, sei es, dass er zunächst medial von dem Knochen verläuft, um dann erst über ihn hinweg lateralwärts zu treten, wie bei der Maus oder bei Echidna in früher Embryonalzeit. In letzterem Falle ist die Verlaufsstrecke des Nerven zwischen Knochen und Schädelbasis kürzer als im ersteren, aber im Prinzip ist das Verhalten doch das gleiche. Von einem solchen Verhalten ist denn auch auszugehen, wenn man Anknüpfung an niedere Formen sucht, und wenn man diesen Ausgangszustand zugrunde legt, so ist es offenbar ganz gleichgültig, welche Drehungen oder Formveränderungen der Knochen unter dem Nerven durchmacht; der letztere braucht davon nicht im geringsten berührt zu werden. Der Fuchssche Einwand entbehrt somit jeder Bedeutung.

Endlich bildet nach Fuchs der Umstand, dass an dem Pterygoid der Reptilien wie an dem für das Pterygoid gehaltenen Knochen der Säuger die „Pterygoidmuskulatur“ entspringt, einen bedeutungsvollen, für die Homologie beider Knochen sprechenden Punkt. Ich gebe, ohne hier auf die Homologie der Kiefermuskeln im speziellen eingehen zu wollen, ganz allgemein zu, dass der Ursprung eines Teiles der sogenannten Pterygoidmuskulatur der Säuger von dem „Pterygoid“ zugunsten der wahren Pterygoidnatur des letzteren spricht. Dagegen kann ich nicht zugeben, dass sich aus dem Verhalten

der Muskulatur eine Schwierigkeit für den Vergleich des Säuger-Pterygoids mit dem *Crus transversum parasphenoidi* ergebe, und dass, wie Fuchs (S. 50) meint, diese Schwierigkeit für den besonders gross sei, der sich auf den Standpunkt stellt, dass der Säuger-Unterkiefer nur dem vorderen Teil des Reptilien-Unterkiefers entspreche. Fuchs begründet seine Meinung durch den Hinweis, dass bei diesem letzteren Vergleich eine Wanderung sowohl des Ursprunges der Muskulatur (von dem Pterygoid auf das Parasphenoid) wie des Ansatzes (von dem hinteren Teil des Unterkiefers weiter nach vorn) stattgefunden haben müsse. „Das erscheint mir denn doch als etwas zu viel Hypothese“ (Fuchs, S. 50). Es ist dagegen zu bemerken, dass schon bei den Sauriern Verschiebungen des Ursprunges wie des Ansatzes der Pterygoidmuskulatur beobachtet werden: so gibt Versluys (1898, S. 124) an, dass bei *Phrynosoma cornutum* wie bei *Chamaeleo vulgaris* der Ursprung des Muskels auch auf den *Processus pterygoideus* (d. i. den *Processus basipterygoideus*) übergreift, während sich der Ansatz, der sich meist an dem *Processus retroarticularis* des Unterkiefers findet, bei den gleichen genannten Formen infolge der Reduktion dieses Fortsatzes, am Unterkiefer nach vorn verschoben hat. Das zeigt doch zur Genüge, dass derartige Verschiebungen von Ursprung und Ansatz eines Muskels durchaus möglich sind. Im übrigen steht das, was Fuchs hier sagt, in einem merkwürdigen Gegensatz zu einer Auffassung, die sich in seiner grossen unlängst erschienenen Arbeit (1909, S. 179) findet. Hier berichtet er, dass Fürbringer und Lubosch den *M. detrahens mandibulae* von *Echidna* als *Venter anticus digastrici* deuten und fügt hinzu: „Ich sehe keinen Grund gegen diese Deutung“! Nun bedenke man, dass der *M. detrahens mandibulae* von *Echidna* weit hinten in der Gegend der Ohrkapsel entspringt und an den *Angulus mandibulae* in kurzer Entfernung vom Gelenk geht. Welche Wanderungen von Ur-

sprung und Ansatz des Muskels wären notwendig, um dieses Verhalten des *M. detrahens* mit dem in Einklang zu bringen, das der vordere Bauch des *Digastricus* bei anderen Säugern, z. B. beim Menschen, zeigt! Aber hier sieht Fuchs „keinen Grund gegen diese Deutung“, während er dort, wo es sich um ganz geringfügige Verschiebungen der Befestigungen handelt, „zu viel Hypothese“ sieht. Das erscheint mir denn doch als etwas zu viel — Inkonzsequenz¹⁾.

Zusammenfassung. Für die bisherige Auffassung, dass das „*Echidna-Pterygoid*“ tatsächlich das echte Reptilien-Pterygoid repräsentiert, sprechen die Topographie des Knochens zum Palatinum und zur Schädelbasis, sowie seine bewegliche Befestigung bei *Ornithorhynchus*. Ist diese Homologie aber richtig, so bleibt für das „Säuger-Pterygoid“ schlechterdings kein anderes Vergleichsobjekt zur Verfügung als das *Crus transversum parasphenoidi*. Für diesen Vergleich lassen sich auch mehrere positive Momente anführen; der wichtigste Unterschied zwischen beiden Knochen ist lediglich die im ganzen mehr caudale Lage des *Crus transversum parasphenoidi* und

¹⁾ Zur Frage des *M. detrahens* möchte ich noch hinzufügen, dass nach den Untersuchungen von Schulman, die Fuchs unbekannt zu sein scheinen, der fragliche Muskel „zu den dorsalen Kaumuskeln gehört und keinem Bauche des *M. digastricus mandibulae* der höheren *Mammalia* homolog ist“ (Schulman, S. 336). Damit erledigen sich die Überlegungen, die Fuchs etwas voreilig an den Muskel anknüpft. (Diese Bemerkungen lassen auch sonst an Oberflächlichkeit nichts zu wünschen übrig. Fuchs beruft sich, um das Zeugnis des *M. detrahens* in Sachen der Kiefergelenkfrage zu entkräften, darauf, dass auch vom *Temporalis* ein grosser Teil hinter der „Gelenkebene“ entspringt. Dass aber auch diese Partien am *Processus coronoideus* und seiner Nachbarschaft, also vor der Gelenkachse, inserieren, und somit ebenfalls Mund-schliessend wirken, während der *M. detrahens* von *Echidna* von hinten kommt und unterhalb des Gelenkes am Kiefer ansetzt, somit Mund-öffnend wirken muss (daher eben *M. detrahens mandibulae*!), und dass es eben auf die Lage des Muskels und seiner Insertion zur Gelenkachse (bei mehrachsigen Gelenken: zu derjenigen Achse, auf die der Muskel wirkt), nicht auf die allgemeine Topographie des Muskelbauches zu dem Gesamtgelenk ankommt — das hat Fuchs noch gar nicht erfasst.)

die mehr rostrale Lage des „Säuger-Pterygoids“. Eine Unmöglichkeit, das Säuger-Pterygoid auf das Crus transversum parasphenoidei zurückzuführen, liegt aber keineswegs vor.

5. Positive Momente zugunsten der alten Deutung: Säuger-Pterygoid = Reptilien-Pterygoid. Die Beziehungen, des Säuger-Pterygoids zur Schädelbasis und ihre mutmassliche Herkunft. Etwaige sonstige Deutungen des „Echidna-Pterygoids“.

Dass die alte Homologisierung, die das Säuger-Pterygoid als das wirkliche Pterygoid der Nonmammalia ansah, viel Wahrscheinlichkeit für sich hat, ist gar keine Frage, und ich hätte meinerseits wohl nicht daran gedacht, sie ernstlich anzuzweifeln, wenn ich nicht den zur Genüge besprochenen Befund bei *Echidna* erhoben hätte. Zugunsten der alten Auffassung lassen sich mancherlei Gesichtspunkte geltend machen, die ich selbst fast alle schon früher hervorhob, die ich aber hier noch einmal zusammenstelle.

1. Angesichts des regelmässigen Vorkommens des Pterygoids bei den Nonmammalia ist es nicht ganz leicht, sich zu entschliessen, es bei den meisten Säugern als fehlend zu erklären. (Immerhin liegt die Möglichkeit, dieses Fehlen zu begründen, vor; cf. Gaupp, 1905 a, S. 305/306.)

2. Der paarige Charakter der „Säuger-Pterygoide“ spricht von vornherein mehr für ihre Homologie mit den Pterygoiden der Nonmammalia, als für die mit den Crura transversa parasphenoidei. (Die Tatsachen und Überlegungen, die diese Schwierigkeit beseitigen oder doch abschwächen, sind in meiner Arbeit von 1905, S. 302 u. ff., sowie in dem vorliegenden Aufsatz, S. 387 u. ff. zusammengestellt.)

3. Zugunsten des Vergleiches des Säuger-Pterygoids mit dem Reptilien-Pterygoid spricht weiter der regelmässige An-

schluss des erstgenannten Knochens an das Palatinum. Auch seine Aufrichtung aus der horizontalen Lage in die vertikale Stellung könnte man aus diesem Anschluss, aus der Aufrichtung des primären Abschnittes des Palatinums, erklären, doch käme für sie auch die Configuration der Schädelbasis (siehe Figg. 1—3), auf die oben eingegangen wurde, in Frage.

4. Die etwas mehr rostrale Lage und Ausdehnung des „Säuger-Pterygoids“, gegenüber der Lage des Crus transversum parasphenoidei, spricht mehr für den Vergleich jenes mit dem Reptilien-Pterygoid.

5. Schliesslich könnte der Ursprung der inneren Pterygoidmuskulatur von dem „Säuger-Pterygoid“ als ein, wenn auch nicht sehr schwerwiegendes Moment zugunsten der früheren Homologisierung angeführt werden.

Indessen, wenn so auch manches zugunsten der alten Homologisierung spricht, so ist damit die Frage doch nicht erledigt. Die Lage des „Säuger-Pterygoids“ an der Basis des Neuralschädels ist ein Punkt, der dem Vergleich Schwierigkeiten macht. Das Pterygoid der Nonmammalia besass ursprünglich keine Beziehungen zu der Basis des Neuralschädels, sondern lagerte sich der Pars palatina des Palatoquadratum an; jene Beziehungen müssen also erst secundär erlangt sein. Schon oben (S. 380) wurde auseinandergesetzt, dass wir für die Ableitung der Säuger von Reptilformen mit einem Processus basipterygoideus ausgehen müssen, und es wurden Rhynchocephalen und Saurier als die recenten Formen genannt, die auf Grund dieses Merkmales den Säugern am nächsten stehen. Bei beiden Gruppen liegt aber das Pterygoid aussen dem Processus basipterygoideus an, mit ihm artikulierend, während bei den Säugern das sog. Pterygoid den medial-ventralen Umfang des genannten Fortsatzes deckt. Sollen also beide Knochen identisch sein, so fragt sich, wie diese Verlagerung zustande kam. Fuchs äussert hierüber Anschau-

ungen, die mir recht wenig geordnet erscheinen. Er meint, dass das Säuger-Pterygoid, wenigstens in der Hauptsache, nur einem Teil, nämlich dem „Processus medialis“ des Nonmam-malier-Pterygoids zu vergleichen sei. Mit diesem Namen bezeichnet er einen Fortsatz des Pterygoids, der bei *Sphenodon*, „manchen Ascalaboten und unter den Sauriern bei *Uromastix acanthinurus*“ vorhanden ist, den meisten Sauriern aber fehlt. Ich füge hinzu, dass er auch *Anguis fragilis* zukommen dürfte; wenigstens zeigt mir eine Schnittserie durch den Kopf eines erwachsenen Tieres ein ganz ähnliches Bild des Pterygoids, wie es Fuchs in seiner Fig. 10a von *Sphenodon* abbildet. — Fuchs sieht in diesem Fortsatz, unter Berufung auf die *Stegoccephalen*, „den Rest einer uralten wichtigen Beziehung des Pterygoids zum Parasphenoid und, das ist die Hauptsache, zur primordialen Schädelbasis“. „Es muss nämlich dieser mediale Pterygoidfortsatz, gleich dem ihm verbundenen hinteren Parasphenoidteil, der primordialen Schädelbasis von unten her angelegen haben, so wie es heute noch die *Rhynchocephalen*, allerdings nur noch in Resten, zeigen“. Diese Auffassungen erscheinen mir denn doch sehr bestreitbar. Das Verhalten bei den recenten Amphibien, denen der Processus medialis des Pterygoids in weitester Verbreitung zukommt, lässt m. E. keinen Zweifel daran, dass demselben eine ursprüngliche Beziehung zum Parasphenoid und zur primordialen Schädelbasis durchaus nicht zukam. Der Fortsatz ist eine Anpassung des Pterygoids an den Processus basalis des Palatoquadratum, wie das ganze Pterygoid ja ursprünglich einen Deckknochen an der Pars palatina des Palatoquadratum darstellt. Nur dadurch, dass sich der Processus basalis des Palatoquadratum an die Schädelbasis anlagert („Junctura basi-palatina“), gelangt auch der Processus medialis des Pterygoids in Beziehungen zu der letzteren und zum Parasphenoid. Welcher Art diese Beziehungen werden, hängt dabei in erster Linie von der Art der Verbindung

des Processus basalis Palatoquadrati mit der neuralen Schädelbasis ab. Unsere Frösche besitzen einen sehr gut ausgebildeten Processus medialis des Pterygoids, der sich aber nur gegen die neurale Schädelbasis und den Querarm des Parasphenoids hin erstreckt, ohne mit beiden Teilen in irgendwelche nähere Verbindung zu treten, aus dem einfachen Grunde, weil der Proc. basalis Palatoquadrati, den er umschliesst, durch ein wahres Gelenk mit der Schädelbasis (genauer: mit dem vorderen Umfang der Ohrkapsel) verbunden ist. Dagegen ist bei den meisten Urodelen, da der Processus basalis Palatoquadrati mit dem neuralen Schädel verschmilzt (nur bei einigen besteht zwischen beiden Teilen Gelenkverbindung), damit auch dem medialen Pterygoidfortsatz wenigstens die Gelegenheit gegeben, sich enger dem neuralen Schädel anzulagern und speziell mit dem Parasphenoid in nähere Verbindung zu treten, eine Gelegenheit, die denn auch in verschiedener Weise ausgenutzt wird.

Nach dem, was wir über die Natur des Pterygoids als ursprünglichen Deckknochens des Palatoquadratus wissen, kann nun aber wohl nicht zweifelhaft sein, dass diese engen Beziehungen des Knochens zur neuralen Schädelbasis und zum Parasphenoid als secundär zu betrachten sind. Ich meine auch geradezu, dass in dieser Hinsicht die Anuren ein primitiveres Verhalten bewahrt haben als die meisten Urodelen. Somit scheint es mir sehr gewagt, hier von einer „uralten wichtigen Beziehung des Pterygoids zum Parasphenoid und, das ist die Hauptsache, zur primordialen Schädelbasis“ zu reden. Und vollends unberechtigt erscheint es mir, die Beziehungen dieser Art, die sich bei den Amphibien finden, in unmittelbaren Zusammenhang zu bringen mit denen, die das Pterygoid von Sphenodon und manchen Sauriern zu den neuralen Schädelteilen zeigt. Dagegen spricht die Verschiedenheit der Lokalitäten, an denen sich diese Beziehungen anbahnen. Dass es bei *Branchiosaurus amblystomus* Credn. und *Dawsonia*

polydens Fritsch, deren Schädel Fuchs abbildet, der laterale Umfang der Ohrkapsel ist, mit dem sich der Proc. basalis Palatoquadrati verbindet, und in dessen Bereich der Proc. medialis Pterygoidei an den neuralen Schädel herantritt, ist wohl keine Frage. (Dass der Fortsatz übrigens hier wirklich der primordialen Schädelbasis von unten her angelegen habe, wie Fuchs (S. 46) behauptet, ist mir sehr zweifelhaft, und, wenn überhaupt, so kann es sich wohl nur um ein sehr geringes Übergreifen auf die Schädelbasis gehandelt haben.) Der Processus basipterygoideus aber, an den sich das Pterygoid bei den Reptilien anlagert, liegt erheblich weiter vorn, im hinteren Teil der Orbitotemporalregion. Dass die Knorpelscheibe („Meniscus“ oder besser wohl „Discus pterygoideus“), durch deren Vermittlung die Gelenkverbindung des Pterygoids am Processus basipterygoideus zustande kommt, eine zum Palatoquadratum gehörige Bildung und in der Articulation selbst eine Einrichtung zu sehen sei, die auf die Verbindung des Proc. basalis Palatoquadrati mit der Schädelbasis bei niederen Vertebraten zurückzuführen ist, habe ich selbst wohl zuerst ausgesprochen (1893, S. 451; 1900, S. 537; 1905b, S. 767); mir scheint aber, dass man, um die Verschiedenheiten in den Lokalitäten jener Verbindung zu verstehen, doch wohl nicht von Formen ausgehen darf, bei denen das Palatoquadratum ganz fest mit dem Neuralschädel verbunden war, und auch das Pterygoid schon auf die Schädelbasis übergegriffen hatte. Wie die verschiedenen Modi der Anlagerung des Proc. basalis Palatoquadrati an den Neuralschädel aneinander anzuschliessen sind, können wir zurzeit mit Sicherheit noch nicht sagen; die Beantwortung dieser Frage wird sich auch gar nicht auf die terrestrischen Wirbeltiere beschränken dürfen, sondern in Betracht ziehen müssen, dass eine *Junctura basi-palatina*, wie ich sie genannt habe (Gaupp, 1905b; S. 655, 656) auch schon bei Ganoiden be-

steht, und dass bei *Lepidostens* sogar ein breiter plattenförmiger *Processus basipterygoideus* der Schädelbasis für die Anlagerung des *Palatoquadratum* ausgebildet ist, den Veit (1907) in sehr einleuchtender Schlussfolgerung auf den Orbitalboden der Selachier zurückführt. Somit handelt es sich bei jener Articulation des *Pterygopalatinbogens* am *Processus basipterygoideus* der Saurier und *Rhynchocephalen* um die Fortbildung einer sehr alten von weit zurückliegenden Formen ererbten Einrichtung, und es scheint, wenigstens nach dem derzeitigen Stande der Kenntnisse, der Schluss nicht ungerechtfertigt, dass bei den Amphibien eine Reduktion des *Processus basipterygoideus* stattgefunden hat, und dass dadurch die Anlagerung des *Processus basalis Palatoquadrati* an die weiter caudal gelegene Ohrkapsel sich erklärt. Auf diese Weise würden die Amphibien- und Amnioten-Zustände sich von einem gemeinsamen Ausgangszustand herleiten lassen. (Ich möchte dabei darauf hinweisen, dass auch hinsichtlich des metameren Aufbaues der Occipitalregion die Amnioten mit ihren drei secundär assimilierten Segmenten sich, scheinbar unter Überspringung der Amphibien, an primitivere Formen anschliessen.) Wieweit diese Auffassung richtig ist, wird sich wohl durch speziell hierauf gerichtete Untersuchungen klarlegen lassen; dass eine neue Bearbeitung der Verbindungen des *Palatoquadratum* am Neuralschädel dringend wünschenswert ist, habe ich früher schon betont (1905 b, an verschiedenen Stellen).

In einer Arbeit von Fuchs über die Schläfengegend am Schädel der *Quadrupeda* (1909) findet sich unter mancherlei anderen wunderlichen Vorstellungen, auf die ich später einmal eingehen werde, auch von der *Pars quadrata* des *Palatoquadratum* der Anuren die Behauptung (S. 154): „Auch diese verwächst mit dem übrigen *Primordialskelete*, und zwar durch je einen Fortsatz mit der Gehörkapsel und mit der Seitenwand des *Neurocranium*; der erste Fortsatz ist der *Processus oticus*, der zweite der *Processus ascendens*. Dadurch wird die Beweglichkeit des *Quadratum* ganz aufgehoben.“ Wenn Fuchs sich einmal die Zeit nehmen wollte, sich einen Froschschädel wirklich anzusehen, würde er überraschende Entdeckungen machen. Er würde finden

(was er an einer anderen Stelle selbst erwähnt, hier aber gänzlich vergessen hat), dass ein *Processus ascendens* gar nicht vorhanden ist, weil derselbe nämlich, wie schon sehr lange bekannt, bei der Metamorphose zugrunde geht, dagegen würde er einen *Processus basalis* finden, der durch ein wahres Gelenk an der seitlich vorderen Ecke des Ohrkapselbodens articuliert, und endlich würde er, wofern er nur einen frischen Schädel untersucht, finden, dass das *Quadratum* gar nicht ganz unbeweglich ist, sondern in gewissen Grenzen Bewegungen, namentlich seitwärts, gestattet. Wozu wäre wohl auch sonst das wahre Gelenk zwischen *Processus basalis* und Ohrkapsel da? Durch die kontinuierlich knorpelige Verbindung des *Quadratum* mit der Ohrkapsel (auch der eigentliche *Processus oticus* geht bei der Metamorphose zugrunde) wird diese Beweglichkeit durchaus nicht „ganz aufgehoben“, wie Fuchs sich am Schreibtisch vorstellt, sondern nur in gewisse Grenzen gebannt. Der Knorpel ist nämlich biegsam, und diese Biegsamkeit wird ja sogar im menschlichen Körper für die Herstellung „echter Synchrondrosen“ in Anspruch genommen. *Manubrium* und *Corpus sterni* sind, solange die *Synchondrosis sterni* vorhanden ist, gegeneinander bei den Atembewegungen beweglich, und ebenso hat die *synchondrotische* Verbindung zwischen der ersten Rippe und dem Sternum durch den ersten Rippenknorpel nicht die Aufgabe, die Beweglichkeit zwischen beiden Teilen „ganz aufzuheben“, sondern im Gegenteil, eine solche zu ermöglichen. Und hier handelt es sich noch um sehr dicke Knorpelmassen; wieviel mehr muss eine dünne Knorpelspange, wie das *Quadratum* der Frösche, nachgiebig und biegsam sein! Ich habe schon früher einmal (1902, S. 217. Anm.) auf diese Dinge besonders hingewiesen und die beschränkte Beweglichkeit des *Palatoquadratum* bei den Anuren als *Semistreplostylie* bezeichnet.

In der Auffassung, dass ein gewisser Grad von *Streptostylie* auch für die Quadrupeden den ursprünglichen Ausgangszustand darstellt, und dass die *Monimostylie* davon abzuleiten ist, weiss ich mich eins mit zahlreichen Morphologen, von denen ich hier nur Fürbringer nennen will. Seine Arbeit über die Abstammung der Säugetiere (1904) enthält auch über diese Frage eine Fülle des wertvollsten Materiales und weit reichender Gesichtspunkte. Dass der spezielle Zustand, den die Lacertilien zeigen, nicht mehr ein ursprüngliches Verhalten repräsentiert, braucht dabei wohl kaum besonders betont zu werden. Ohne an dieser Stelle hierauf, wie auf verwandte Fragen näher eingehen zu wollen, möchte ich nur noch bemerken, dass die Frage, ob bei einer Form das *Quadratum* beweglich oder unbeweglich ist, mit Sicherheit nur durch unmittelbare Beobachtung am lebenden Tier oder frischen (eventuell wieder aufgeweichten) Schädel, aber nicht am trockenen Sammlungsschädel entschieden werden kann.

Indessen möchte ich, um nicht zu weit von meinem eigentlichen Gegenstande abzukommen, diese Dinge nicht weiter ver-

folgen und nur zusammenfassend bemerken, dass ich es für sehr gewagt halte, wenn Fuchs von uralten wichtigen Beziehungen des Pterygoids zur Schädelbasis spricht und von diesen aus die Lage des „Säuger-Pterygoids“ an der Schädelbasis verständlich machen will. Man kann vielleicht zugeben, dass der Proc. medialis pterygoidei bei Sphenodon und den oben genannten Sauriern eine an den gleichnamigen Fortsatz bei Amphibien anknüpfende Bildung ist, — auf Grund der Lagebeziehung zu dem Discus pterygoideus —, sein Übergreifen auf die Ventralfläche des Processus basipterygoideus scheint mir aber eine Einrichtung zu sein, die bei den Reptilien sich selbständig ausbildete. Dabei mag es dahingestellt bleiben, ob sie unter den Reptilien wirklich als primitiv zu betrachten ist, und ob jene oben genannten Formen sie noch bewahrt haben, oder ob sie nicht vielleicht gerade umgekehrt eine progressive Erscheinung darstellt, die mit einer Minderung der Streptostylie, d. h. der Beweglichkeit des Palatoquadratum, zusammenhängt. Meiner Ansicht nach ist das letztere wahrscheinlicher.

Was endlich die Bedeutung der eben besprochenen Verhältnisse für die Morphologie des Säugerschädels anlangt, so ist es klar, dass sie uns ganz im allgemeinen ein Verständnis dafür zu bieten vermögen, wie das Pterygoid der Nonmammalia an die Schädelbasis gelangen konnte. Wenn es sich dann aber weiter darum handelt, ob das „Echidna-Pterygoid“ oder das „Säuger-Pterygoid“ mehr Anrecht hat, als das Reptilien-Pterygoid aufgefasst zu werden, so kann die Entscheidung wohl auch nur zugunsten des „Echidna-Pterygoids“ ausfallen, auf Grund der mehr lateralen Lage desselben. Damit ist natürlich nicht etwa gesagt, dass die angestellten Überlegungen nicht auch zugunsten der alten Homologie (Säuger-Pterygoid = Reptilien-Pterygoid) verwendet werden könnten; dass freilich das Säuger-Pterygoid nur oder doch hauptsächlich dem Processus

medialis des Pterygoids entspreche, erscheint mir schon mit Rücksicht auf die Verbindung auch des Säuger-Pterygoids mit dem Palatinum unter allen Umständen zu weit gegangen.

So geben uns die recenten Formen höchstens einen Fingerzeig, in welcher Weise das Pterygoid seine Beziehungen zur Schädelbasis, seine Anlagerung an die medial-ventrale Fläche der Wurzel der Ala temporalis, bei den Säugern hätte erlangen können. Einen näheren Einblick in das Wesen dieses Prozesses, in seine Bedingtheit und seine Etappen, geben sie uns aber nicht. Auf der anderen Seite scheint es mir für den, der davon überzeugt ist, dass bei den Säugern die Komponenten des primären Kiefergelenkes aus dem Kieferapparat ausgeschaltet und in den Dienst des Gehörorgans getreten sind — und das sind doch wohl die meisten Morphologen — nicht schwer verständlich, dass das Pterygoid, das bei den streptostylen Reptilformen die Aufgabe hatte, die Bewegungen des Quadratus auf den vorderen Teil des Oberschädels zu übertragen, durch die Ausschaltung des Quadratus aus dem Kieferapparat bedeutungslos wurde und in Wegfall kam. Ich glaube, dass hier vor allem von den fossilen Formen weiterer Aufschluss zu erwarten ist.

Ganz unberechtigt erscheint es mir aber, die Verhältnisse bei den Schildkröten für die in Rede stehende Frage so hoch zu bewerten, wie Fuchs das tut. Dass hier bei den Schildkröten gewisse Ähnlichkeiten mit den Zuständen bei den Säugern bestehen, habe ich selbst schon 1905 (1905 a) hervorgehoben, und ich habe darauf hingewiesen, „dass man manche Besonderheiten gerade der Schildkröten-Pterygoide heranziehen könnte, um die alte Vorstellung von den Säuger-Pterygoiden zu stützen.“ „Denn im hinteren Abschnitt der Orbitotemporalregion liegt das Schildkröten-Pterygoid ganz ähnlich wie das Säuger-Pterygoid: es findet sich ventral von der Basis des Primordialcraniums und bildet mit dieser vielfach einen den

N. Vidianus einschliessenden Canalis Vidianus“ (1905 a, S. 301). Fuchs greift diese schon länger bekannte Tatsache auf, verwendet sie aber in dem von mir abgelehnten Sinne. Er sagt von dem Canalis Vidianus der Schildkröten (S. 54): „Dieser Kanal ist ohne Zweifel dem entsprechenden Kanale der Säuger direkt homolog. Das lehrt z. B. Emys, bei deren Embryonen der Kanal durchaus die Lage hat wie der Canalis pterygoideus der Säuger: er liegt in der hinteren Orbitalregion, im wesentlichen nach vorn (oralwärts) von der Stelle des Processus basipterygoideus und in der Nachbarschaft der Hypophyse. Auch kommt er . . . auf ganz ähnliche Weise wie bei den Säugern zustande, nämlich dadurch, dass der ihn nach unten deckende Knochen, das Pterygoid, sich von lateral her nach medialwärts unter der primordialen Schädelbasis, and zwar unter der Trabecula, unmittelbar vor dem rudimentären Processus basipterygoideus, in der Richtung auf das rudimentäre Parasphenoid . . . vorschiebt“. Wenn der Kanal lediglich, wie Fuchs bestimmt angibt, vor dem rudimentären Processus basipterygoideus unter der Trabecula läge, so wäre es offenbar falsch, zu behaupten, dass er „durchaus die Lage hat wie der Canalis pterygoideus der Säuger“, und diesem „ohne Zweifel direkt homolog“ sei, denn dieser liegt durchaus im Bereich der Wurzel der Ala temporalis (des Processus basipterygoideus) und hört am Vorderrande dieser Wurzel auf. Fuchs zeigt sich also hier erheblich weitherziger als bei der Beurteilung des Parabasalkanales der Saurier, von dem er ja (s. S. 396 u. ff.), wenn auch mit Unrecht, gar nicht genug hervorheben kann, dass sich an seiner Bildung der Processus basipterygoideus nicht beteilige, und dem er, unter Berufung auch auf dieses Moment, die Vergleichbarkeit mit dem Canalis pterygoideus der Säuger abspricht. Indessen liegen nach meinen eigenen Befunden die Dinge bei den Schildkröten doch noch anders und zwar, wenigstens scheinbar, günstiger für die Fuchssche Auffassung, als Fuchs selbst

dies weiss. Ich finde nämlich bei einem jüngeren Embryo von *Podocnemis expansa* (leider ist die Länge nicht angegeben) einen recht gut ausgebildeten knorpligen *Processus basiptyergoideus*, der sich von dem der Lacertilier nur dadurch unterscheidet, dass er nicht so weit vorspringt wie dieser und nicht einen schlanken Fortsatz, sondern mehr eine breite Platte darstellt, die hinten mit der Basalplatte zusammenhängt. An der Ventralfläche dieser Platte verläuft der *N. palatinus* schräg nach vorn und medialwärts und wird hier eine Strecke weit von dem medialen Rande des Pterygoids bedeckt, das den lateralen Rand der Knorpelplatte mit einer dorsalen und einer ventralen Lamelle zwingenartig umfasst und sich namentlich auf ihre Ventralfläche ziemlich weit medialwärts vorschiebt. Indem der Nerv, wie gesagt, schräg nach vorn und medialwärts zieht, tritt er am medialen Rand der Knochenlamelle hervor, läuft eine Strecke weit unbedeckt unter dem *Processus basiptyergoideus* weiter und gelangt dann auf neue auf die Dorsalfläche des Pterygoids, jetzt aber zwischen den Knochen und die Trabecula. Das würde der Stelle entsprechen, die Fuchs von *Emys* beschreibt und abbildet. Bei einem wesentlich älteren Tier (Kopflänge 15 mm) ist der *Processus basiptyergoideus* ganz reduziert (— nur eine kleine plattenförmige laterale Verbreiterung des Basisphenoids scheint auf ihn zurückzuführen—), und der Nerv verläuft nun entsprechend der Stelle, wo er vorher zwischen der Knorpelplatte und dem Pterygoid lag, in einer Rinne auf der Dorsalfläche des letzteren. Ganz Entsprechendes finde ich bei einer jungen *Emys lutaria* (Carapax-Länge 26 mm). Auch hier besteht ein breiter, plattenförmiger *Processus basiptyergoideus*, und an seiner Ventralfläche verläuft der *N. palatinus*, bedeckt von dem Pterygoid. Erst vor dem Fortsatz tritt der Nerv zwischen das Pterygoid und die Trabecula, wie Fuchs es abbildet.

Dass Fuchs nur das Verhalten des Nerven vor dem „rudimentären Processus basipterygoideus“ erwähnt und abbildet, nicht aber auch das im Bereiche dieses Fortsatzes selbst, das ja doch noch viel wichtiger für ihn sein musste, ist auffallend und könnte damit zusammenhängen, dass bei dem von ihm beschriebenen Exemplar von Emys der Fortsatz bereits zugrunde gegangen war. Dafür könnte, bei dem Fehlen einer Längen- oder Altersangabe, sprechen, dass die Serie, wie Fuchs angibt, aus Schnitten von 45 μ Dicke besteht, was wohl auf ein älteres Stadium schliessen lässt. Andererseits gibt Fuchs an, dass es sich um einen „Embryo“ handle, während die von mir untersuchten Tiere kleine ausgeschlüpfte Exemplare waren, die seinerzeit aus einer Breslauer Aquarienhandlung stammten. Wie der Widerspruch zu erklären ist, ist einstweilen noch nicht zu sagen.

Das Vorhandensein eines gar nicht unbedeutenden Processus basipterygoideus bei Embryonen und jungen Tieren mancher Schildkröten, war, soviel ich weiss, bisher unbekannt. Für stammesgeschichtliche Fragen ist es von allergrösstem Interesse. Es beweist aufs neue, dass der Processus basipterygoideus ein gemeinsames Erbteil aller Amnioten ist, und dass sein etwaiges Fehlen auf Rückbildung beruht. Auch kann man die Ansicht vertreten, dass seine breite Form in mancher Hinsicht primitiver ist, als die schlanke der Saurier, und es lassen sich daran Erörterungen knüpfen, die für die Stellung der Säuger von Interesse sind. (s. o. S. 380, 404).

Indessen, trotz der geschilderten Ähnlichkeiten, die in der fraglichen Gegend zwischen Schildkröten und Säugern bestehen, halte ich es nicht für berechtigt, diese Ähnlichkeiten ohne weiteres als Zeugnis dafür anzuführen, dass das „Säuger-Pterygoid“ wirklich dem Reptilien-Pterygoid entspricht. Denn es besteht doch ein sehr wichtiger Unterschied. Bei den Schildkröten erfährt das Pterygoid eine ausserordentlich starke Entwicklung, und diese ist die Ursache, dass es sich auf den Processus basipterygoideus vorschiebt, nicht nur auf seine Ventral-, sondern auch auf seine Dorsalfläche, und dass der Fortsatz zugrunde geht. Wahrscheinlich kommt er bei manchen Schildkröten selbst embryonal nicht mehr zur Entwicklung. Wir haben also hier einen Kampf des Deckknochens mit dem primordialen Schädelteil, in dem der letztere unterliegt. Dieser Kampf dürfte zusammenhängen mit dem völligen Verlust der Streptostylie, der unbeweglichen Einkeilung

des Quadratum zwischen die benachbarten Knochen, also mit der Herstellung eines kräftigeren, an ganz bestimmte Nahrungsaufnahme-Bedingungen angepassten Kieferapparates. Als eine Etappe in diesem Kampf erscheint die Ausdehnung des Pterygoids auf den Processus basipterygoideus und die Einschliessung des N. palatinus in einen Canalis pterygoideus, — ein Zustand, der der völligen Zerstörung des Processus basipterygoideus vorhergeht.

Ganz anders bei den Säugern. Hier liegt die Causa movens der Umbildung nicht im Kieferapparat, sondern im Gehirn. Die starke Entfaltung des Gehirns bedingt die bedeutende Vergrösserung des Processus basipterygoideus zur Ala temporalis: hier ist es also der primordiale Schädelteil, der die progressive Entwicklung einschlägt. Beide Entwicklungswege gehen nach entgegengesetzten Richtungen auseinander, und die Etappen des einen können sich nicht decken mit denen des anderen, höchstens ihnen durch Convergenz ähnlich werden. Das Säuger-Pterygoid würde auch, mit dem Reptilien-Pterygoid verglichen, immer als ein reduzierter, nicht als ein in progressiver Entwicklung befindlicher Knochen zu bezeichnen sein. Gesetzt also auch, es wäre homolog dem Reptilien-Pterygoid, so würde die Frage, wie es an die ventral-mediale Fläche der Ala temporalis gelangen konnte, aus der Betrachtung des Schildkrötenschädels keine Klärung erfahren. Es müsste dafür ein ganz anderer, bisher durchaus unbekannter und unverständlicher Modus in Frage kommen. Der Schildkrötenschädel scheidet aus der Ascendentenreihe des Säuger-schädels als ganz einseitig umgestaltet aus.

Dieser letztere Schluss ergibt sich auch aus der Betrachtung der Schläfengegend. Der Schildkrötenschädel ist entweder zygoecrotaph, stegocrotaph oder gymnocrotaph; bei den zygoecrotaphen Formen wird der „Jochbogen“ gebildet vom Quadratojugale, Jugale und Postfrontale, ohne Beteiligung des Squamosum. Bei den Säugern hilft dagegen gerade das Squamosum den Jochbogen bilden. Damit aber ist für sie die Ähn-

liehkeit mit Rhynchocephalen und Saurier gegeben, bei denen der Jochbogen ebenfalls unter Beteiligung des Squamosum zustande kommt. (Ich gebe damit meine früher geäußerte Anschauung über die Homologie des Paraquadratum der Amphibien auf und schliesse mich der jetzt von den meisten Autoren vertretenen Auffassung an, nach der das Paraquadratum der Amphibien das Squamosum der Amnioten ist, und bei den Sauriern der am Jochbogen beteiligte Knochen als Squamosum, der hintere, dem Parietale angeschlossene Knochen aber als Supratemporale zu bezeichnen ist.) Die caudalwärts verschobene Lage des Squamosum bei den Schildkröten, das Vorhandensein und Hervortreten des Quadratojugale bei ihnen knüpft an primitivere Zustände an und führt diese in ganz anderer Richtung weiter als dies seitens der Rhynchocephalen und Saurier geschieht, bei denen umgekehrt das Squamosum stärker hervor-, das Quadratojugale aber zurücktritt und ganz schwindet. Diese letztere Bahn haben auch die Vorfahren der Säuger eingeschlagen, und so können die Einrichtungen ihres Schädels nur mit Vorsicht mit denen des Schildkrötenschädels verglichen werden.

Indessen, ich will den Wert der am Eingang dieses Abschnittes zusammengestellten Tatsachen und Überlegungen durchaus nicht verkennen. Im einzelnen lässt sich eine jede sicherlich leicht als nicht ausschlaggebend nachweisen, in ihrer Gesamtheit aber bilden sie ein nicht zu unterschätzendes Indizienmaterial. Auf Indizienbeweisen aber beruhen die meisten morphologischen Vergleiche. Und wenn wir auch zurzeit noch ausserstande sind, die Verlagerung des Pterygoids an die Schädelbasis bei den Säugern zu verstehen, so könnte ja doch eines Tages durch paläontologische Befunde das Verständnis dafür erschlossen werden. Ich kann auch versichern, dass es mir selbst nur erwünscht gewesen und auch jetzt noch wäre, wenn sich die Verhältnisse bei *Echidna* auf andere Weise, unter Beibehaltung der alten Homologisierung, erklären liessen. Dafür käme dann, nach Lage der Dinge, m. E. nur eine einzige Möglichkeit in Betracht. Wenn der von mir gefundene, in versteckter Lage befindliche Knochen von *Echidna*, dessen Identität mit dem „Säuger-Pterygoid“ mir fraglos erscheint, tatsächlich (wie das letztere überhaupt) das Pterygoid der Nonmammalia wäre, so folgte daraus, dass der Knochen, der bisher als das

echte (Reptilien-) Pterygoid der Echidna gegolten hat, diese Deutung nicht verdient, sondern anders aufzufassen ist. Wie das aber zu geschehen hätte, das ist eben die sehr grosse Schwierigkeit, und diese Schwierigkeit, sowie die Ähnlichkeiten, die der Knochen tatsächlich mit dem Reptilien-Pterygoid aufweist, waren für mich seinerzeit das ausschlaggebende Moment, an der früheren Deutung des „Säuger-Pterygoids“ zu zweifeln.

Doch muss der Versuch zu einer anderen Lösung der Frage gemacht, und müssen die Möglichkeiten durchgesprochen werden, die eventuell noch in Betracht kämen. Soweit ich sehe, kämen als Vergleichsobjekte für das „Echidna-Pterygoid“ überhaupt nur noch in Frage: 1. das Transversum, 2. das Crus transversum parasphenoidei — beide aus dem Gebiet des Ober-schädels; 3. so unwahrscheinlich das auch klingen mag und tatsächlich ist, ein Unterkiefer-Deckknochen.

Den Gedanken, dass das „Echidna-Pterygoid“ das Transversum der Nonmammalia repräsentiert, habe ich früher als sehr unwahrscheinlich bezeichnet. Das Transversum besitzt zum neuralen Primordialschädel keine Beziehungen, sondern entstand wahrscheinlich ursprünglich als Deckknochen am vordersten Teil der Pars palatina Palatoquadrati. Dafür sprechen Befunde, die ich schon vor 20 Jahren erhob (1891): die Cartilago pterygoidea, die ich bei Saurier-Embryonen nachwies, folgt mit ihrem vorderen Abschnitt dem lateralen Fortsatz des knöchernen Pterygoids, der sich zum Transversum hin wendet. Dieses selbst erstreckt sich vom Pterygoid zum Maxillare; ausnahmsweise (bei einigen Scincoiden, Siebenrock, 1892) verbindet sich sein mediales Ende auch mit dem Palatinum. Dasselbe ist nach Osawa (1898) auch bei Sphenodon der Fall, während auf der Figur von Fuchs (1910, Fig. 4) diese Verbindung fehlt. Es bestehen hierin also wohl Varianten. Die Verlagerung, die das Transversum hätte durchmachen

müssen, um in die Lage des Echidna-Pterygoids zu kommen, wäre somit ganz enorm. Immerhin könnte man annehmen, dass es von dem stark caudalwärts auswachsenden Palatinum mitgenommen und so weit nach hinten verschoben worden sei, und könnte dabei darauf hinweisen, dass der homologe Knochen von Ornithorhynchus nach der sehr genauen Darstellung von van Bemmelen dem hinteren Teil des lateralen Palatinumrandes beweglich angefügt ist und von hier aus zwischen Mundschleimhaut und Kaumuskeln seitwärts frei herausragt (van Bemmelen, 1901, S. 762). Gerade dieser letztere Umstand ist geeignet, die Homologie des „Echidna-Pterygoids“ mit dem Transversum etwas plausibler zu machen; die Beziehungen des Knochens zu der Basis des Neuralschädels bei Echidna wären dann als sekundäre zu betrachten. Allerdings wurde schon erwähnt, dass gerade das Verhalten des Knochens bei Ornithorhynchus und speziell das Hinzutreten eines rudimentären Muskels zu ihm doch auch sehr für seine Pterygoid-Natur spricht.

Eine zweite Möglichkeit wäre, dass das Echidna-Pterygoid das Crus transversum parasphenoidi repräsentiert. Sie verdient jedenfalls auch eingehende und ernstliche Beachtung. Bezüglich der Selbständigkeit der beiden Stücke, im Gegensatz zu den Seitenschenkeln des Parasphenoids, wäre das zu vergleichen, was in meiner früheren Arbeit (1905 a, S. 302—304), sowie oben (S. 387) auseinandergesetzt wurde; mit diesem Moment muss sich ja auch die Vorstellung, die in dem „Säuger-Pterygoid“ das Crus transversum parasphenoidi sieht, abfinden. So blieben vor allem die topographischen Beziehungen zu beachten, und diese können, bis zu einem gewissen Grade wenigstens, als zugunsten des fraglichen Vergleiches (Echidna-Pterygoid = Crus transversum parasphenoidi) sprechend angesehen werden. Vor allem liegt das „Echidna-Pterygoid“ mehr caudal als das „Säuger-Pterygoid“

und entspricht so der allgemeinen Lage nach mehr dem Crus transversum parasphenoidei als das letztere. Auch die spezielle Topographie am Neural Schädel lässt sich mit dem fraglichen Vergleich in Einklang bringen. Das Echidna-Pterygoid fand ich auf der jüngsten Semonschen Serie, auf der es vorhanden ist (Ser. 50) an der Ventralfläche des hinteren Teiles der Ala temporalis, und von hier aus dehnt es sich im Laufe der weiteren Entwicklung nach rückwärts an die Unterfläche der Pars cochlearis der Ohrkapsel aus, von der es jedoch in der Hauptsache durch den M. tensor tympani getrennt bleibt, so dass es sich nur in einem beschränkten Gebiete mit ihr unmittelbar berührt. Die Lage des Knochens zum Primordialcranium würde somit den Vergleich mit dem Crus transversum parasphenoidei wohl erlauben, zumal wenn man bedenkt, dass, wie ich wiederholt gezeigt habe, die Pars cochlearis der Ohrkapsel aus dem vorderen Teil der Basalplatte hervorgegangen ist. Weniger leicht würden sich die Beziehungen des fraglichen Knochens zu den benachbarten Deckknochen verstehen lassen. Er liegt nämlich am meisten ventral von denselben: das Palatinum liegt dorsal von ihm, und das „Säuger-Pterygoid“, das der Schädelbasis unmittelbar anliegt, drängt ihn geradezu von dieser ab, ebenfalls dorsal von ihm liegend (Figg. 7 u. 8). Es wäre doch immerhin etwas merkwürdig, wenn das Parasphenoid, dessen Lage von alters her unmittelbar an der Schädelbasis ist, bei Echidna durch das Palatinum und Pterygoid von dieser abgedrängt wäre. Ebenso spricht die Lage des M. tensor tympani, dorsal von dem Echidna-Pterygoid, nicht gerade sehr dafür, dass das letztere auf das Parasphenoid der Non-mammalia zurückzuführen ist, und noch weniger das Verhalten des Knochens bei Ornithorhynchus.

Um nichts zu unterlassen, wird man endlich noch daran denken müssen, ob das Echidna-Pterygoid nicht vielleicht auf einen Unterkiefer-Deckknochen zurückzuführen ist. Es

erlangt ja, wenigstens bei *Echidna*, Verbindungen mit dem Tympanicum und dem Processus anterior s. Folianus des Hammers, also mit zwei Knochen, in denen wir allen Grund haben, Unterkiefer-Deckknochen der Nonmammalia zu sehen.

Der Proc. anterior mallei ist das „Goniale“ der Reptilien, das Tympanicum wahrscheinlich das Angulare.) Die lose Verbindung, in der das „*Echidna*-Pterygoid“ bei *Ornithorhynchus* mit dem übrigen Schädel sich befindet, könnte auch auf diesen Gedanken leiten; wissen wir doch, namentlich durch van Kampens schöne Untersuchungen, dass auch das Tympanicum in seinen niederen Formen nur lose mit dem neuralen Schädel verbunden ist, darin noch seine ursprüngliche Fremdheit diesem gegenüber andeutend. Indessen scheint mir diese Idee noch wesentlich unwahrscheinlicher als die beiden oben behandelten, namentlich die Lage der Tuba auditiva (ventral von dem *Echidna*-Pterygoid!) ist mit ihr nicht in Einklang zu bringen.

So ist es mir unmöglich, eine der drei hier erörterten Vorstellungen als wirklich gut begründet anzuerkennen, und es will mir scheinen, als ob der Gedanke, dass das *Echidna*-Pterygoid das echte Nonmammalier-Pterygoid, das sog. „Säuger-Pterygoid“ aber auf das Parasphenoid zurückzuführen sei, immer noch die wenigsten Schwierigkeiten im Gefolge hat. Ich betone dabei nochmals, dass ich sehr gern bereit bin, ihn aufzugeben und die Homologie des Säuger-Pterygoids mit dem Reptilien-Pterygoid anzuerkennen, wofern nur für das „*Echidna*-Pterygoid“ eine annehmbare Erklärung gefunden wird. Es scheint mir, dass hier ein Fall vorliegt, in dem die Paläontologie den Ausschlag geben wird; den recenten Formen stehen die Monotremen zu unvermittelt gegenüber.

Zusammenfassung. Die alte Anschauung, dass das „Pterygoid“ der Säuger in der That das Pterygoid der Nonmammalia repräsentiert, wird durch mancherlei Momente ge-

stützt. Eine Schwierigkeit erwächst ihr jedoch aus der Lage des Säuger-Pterygoids an der Schädelbasis: für diese lässt sich bisher keine plausible Erklärung geben. Dazu gesellt sich eine zweite Schwierigkeit: das Vorhandensein des bisher als „Pterygoid“ von Echidna gedeuteten, mit dem Säuger-Pterygoid nicht identischen Skeletstückes. Dieses müsste notwendigerweise umgedeutet werden, wenn das „Säuger-Pterygoid“ das echte Nonmammalier-Pterygoid wäre. Von den anderen Deutungsmöglichkeiten, die hierfür in Betracht kämen, würde wohl die, dass es das Transversum darstellt, noch die meiste Wahrscheinlichkeit für sich haben.

6. Zusammenstellung der Hauptresultate. Schluss.

Zum Schlusse stelle ich noch einmal die Hauptergebnisse dieser Ausführungen zusammen:

1. Der von mir an der Schädelbasis von Echidna aufgefundene, früher unbekannt gewesene Knochen ist identisch mit dem, der bei den übrigen Säugern bisher als „Pterygoid“ bezeichnet wurde.

2. Die von Fuchs für das fragliche Skeletstück gegebene Deutung, dass es die selbständig gewordene Pars perpendicularis ossis palatini sei, entbehrt jeder Begründung.

3. Somit besitzt Echidna auf jeder Seite zwei Knochen, die Anspruch auf den Namen „Pterygoid“ erheben: einen vorderen, in versteckter Lage befindlichen, der dem „Pterygoid“ der übrigen Säuger entspricht (= mediale Lamelle des Keilbeinflügelfortsatzes), und einen hinteren, der von jeher als das Pterygoid von Echidna (dem Pterygoid der Reptilien entsprechend) aufgefasst wurde („Echidna-Pterygoid“).

4. Es ist unbestreitbar, dass der hintere dieser beiden Knochen nach seiner Topographie und seinem Verhalten bei Ornithorhynchus in der Tat den Vergleich mit dem Reptilien-

Pterygoid gut verträgt. Ist aber diese Deutung, die von jeher gegolten hat, richtig, so folgt daraus unabweislich, dass der vordere Knochen (das „Säuger-Pterygoid“) nicht dem Reptilien-Pterygoid entsprechen kann, und dann bleibt für ihn schlechterdings kein anderes Vergleichsobjekt übrig als das *Crus transversum parasphenoidei*. Zugunsten dieses per exclusionem sich ergebenden Vergleiches lassen sich aber auch noch einige positive Momente anführen. Anzunehmen wäre dabei nur, dass bei den Säugern das *Crus transversum parasphenoidei* 1. selbständig geworden wäre, und 2. sich rostralwärts weiter ausgedehnt resp. als Ganzes sich rostralwärts verschoben habe. Beide Annahmen verlangen nichts Unmögliches. Auch bei Sauriern (*Lacerta* und *Anguis*) liess sich die selbständige, von dem *Crus longitudinale* unabhängige Entstehung der Seitenteile des Parasphenoids nachweisen, und für die rostrale Verschiebung dieses Seitenteils könnte die Ausbildung der *Pars cochlearis capsulae auditivae* als bedingendes Moment in Frage kommen. Die aus der genannten Homologisierung sich ergebende Schlussfolgerung, dass unter den Säugern, soweit bis jetzt bekannt, nur die Monotremen noch das Reptilien-Pterygoid bewahrt, die anderen aber es verloren haben, würde eine annehmbare Erklärung finden in der Ausschaltung des Quadratus aus dem Kieferapparat (Umbildung zum Incus), durch die das Pterygoid entwertet werden musste. Auf Grund dieser Vorstellung wäre die auch durch einen rudimentären Muskel ausgenutzte Beweglichkeit des Pterygoids von *Ornithorhynchus* als primitiv zu betrachten gegenüber der festen Verbindung des Knochens bei *Echidna*.

5. Auch für die seit jeher angenommene Homologie des „Säuger-Pterygoids“ mit dem Reptilien-Pterygoid lassen sich mancherlei Gründe angeben, vor allem das Verhalten zum Palatinum und der Umstand, dass bei den Nonmammaliern das Pterygoid ein ganz konstanter Skeletteil ist, dessen Verlust

bei den Säugern immerhin eine auffallende Erscheinung wäre. Jedoch erwachsen dieser Homologisierung zwei Schwierigkeiten. 1. Das Pterygoid der Nonmammalia besitzt ursprünglich nur Beziehungen zu der Pars palatina des Palatoquadratum, während das „Pterygoid“ der Säuger konstant an der Basis des Neuralschädels liegt. Die somit anzunehmende Verlagerung des Knochens ist bisher nicht als tatsächlich stattgehabt nachzuweisen oder auch nur verständlich zu machen. 2. Wenn jene Homologisierung richtig ist, so wäre für das Echidna- und Ornithorhynchus-Pterygoid eine neue Deutung zu suchen. In erster Linie käme als Vergleichsobjekt dafür wohl das Transversum in Frage, doch wäre für dieses eine ganz enorme Verlagerung anzunehmen.

6. Somit ist die Schwierigkeit, die sich aus der Auffindung des „Säuger-Pterygoids“ bei Echidna ergeben hat, bisher nicht nach allen Seiten befriedigend zu lösen. Doch scheint mir die in Nr. 4 gegebene und von mir früher begründete Auffassung immer noch die geringsten Schwierigkeiten zu machen. Der bisher angenommenen Homologisierung des Säuger-Pterygoids mit dem Reptilien-Pterygoid stehe ich andererseits nicht prinzipiell ablehnend gegenüber, nur kann ich nicht zugeben, dass sie bewiesen sei, am wenigsten ist sie dies durch die fast überall von ganz falschen Voraussetzungen ausgehenden Behauptungen von Fuchs. Die Frage nach der Natur des Säuger-Pterygoids wird nur im Zusammenhang mit der nach der Natur des „Echidna-Pterygoid“ eine befriedigende Lösung finden können. Vielleicht wird das am fossilen Material gelingen.

7. Die in den secundären Gaumen eingelagerte Partie des Palatinum, die „Pars horizontalis“ im engeren Sinne, ist, wie Fuchs richtig angibt, als secundärer Erwerb des Säuger-Palatinum aufzufassen. Falsch ist es dagegen, auch ausserhalb des secundären Gaumens gelagerte Palatinum-Abschnitte ihrer horizontalen Lage wegen dem „secundären“ An-

teil zuzurechnen. Der Begriff „primärer Anteil des Palatinums“ ist nicht identisch mit „Pars perpendicularis ossis palatini“ und wird durch diese letztere Bezeichnung nicht erschöpft. Das Palatinum von *Echidna* besitzt eine wirkliche aufsteigende „Pars perpendicularis“, aber auch der übrige Teil des Knochens, der lediglich eine horizontale Platte darstellt, repräsentiert nicht bloss die secundäre „Pars horizontalis im engeren Sinne“, sondern in seinen lateralen, im Gebiete des primären Munddaches gelegenen Randpartien auch „Pars primaria“ des Palatinums. Das gleiche gilt z. B. von dem vorderen Teile des Palatinums von *Talpa*, das auch eine horizontale Platte darstellt, morphologisch aber nicht bloss als secundäre „Pars horizontalis“ aufgefasst werden kann. Es bleibt genauer zu untersuchen, ob der vorderste Teil der Pars perpendicularis palatini, der sich der Nasenkapsel anlagert, unmittelbar auf das Nonmammalier-Palatinum zurückführen oder eine secundäre Ausbreitung desselben darstellt.

8. Das Fehlen eines aufsteigenden Abschnittes am hinteren grösseren Teil des Palatinums von *Echidna* ist teils auf Reduktion dieses Abschnittes zurückzuführen, teils wohl so zu verstehen, dass bei der starken Verlängerung des harten Gaumens in caudaler Richtung nur die horizontal gelegenen Partien des Palatinums vorwuchsen. Beides kann in Zusammenhang gebracht werden mit der eigentümlichen Konfiguration der Basis des Neuralschädels und der starken caudalen Verlängerung der Nasenkapsel.

9. Bei Embryonen von *Podocnemis* und jungen Tieren von *Emys* kommt ein *Processus basiptyergoideus* vor. Dieser Fund bestätigt die Auffassung, dass ein *Processus basiptyergoideus* gemeinsames Erbteil aller Amnioten war, und dass sein Fehlen auf Rückbildung zurückzuführen ist. Sein Verhalten bei Schildkrötenembryonen, sowie bei den Säugern, wo er als *Ala temporalis* eine besondere Entfaltung erfährt, lässt

es als wahrscheinlich erscheinen, dass er auch bei den direkten Vorfahren der Amnioten eine breite Platte darstellte, wie es bei *Lepidosteus* der Fall ist und wie es in Einklang steht mit der Vorstellung von Veit, dass der Fortsatz in letzter Instanz auf den Orbitalboden der Selachier zurückzuführen ist. Die schlanke Form, die er bei Sauriern zeigt, wäre danach nicht mehr als primitiv zu betrachten.

10. Auch bei den Amphibien ist das Fehlen des *Processus basiptyergoideus* vielleicht als Folge von Rückbildung aufzufassen. So würde es sich verstehen lassen, dass bei ihnen die Verbindung des *Palatoquadratus* mit der Schädelbasis (*Junctura basi-palatina*) in der Gegend der Ohrkapsel erfolgt, während sie sich bei den Formen, die einen *Processus basiptyergoideus* besitzen, an diesem, d. h. weiter vorn, findet.

11. Das *Pterygoid* entstand ursprünglich an der *Pars palatina palatoquadrati* und besass dementsprechend keine Beziehungen zur Basis des Neuralschädels. Solche Beziehungen können sich unter verschiedenen Umständen und an verschiedenen Stellen ausbilden. Für die Lokalität ist ausschlaggebend die Lage der *Junctura basi-palatina*, da diese Verbindung es dem *Pterygoid* ermöglicht, an die Schädelbasis heranzugelangen.

12. Dem unter Nr. 10 und 11 Gesagten zufolge gelangt das *Pterygoid* der Amphibien in der Gegend der Ohrkapsel an die Basis des Neuralschädels und eventuell zur Verbindung mit dem *Parasphenoid*. Der gelenkige Charakter der *Junctura basi-palatina* bei den Fröschen verhindert ein Übergreifen des *Pterygoids* auf die Schädelbasis, während ein solches bei vielen Urodelen, wo jene Verbindung unter der Form einer continuierlichen Verwachsung auftritt, möglich ist und auch vielfach erfolgt. Das Verhalten bei den Fröschen ist gegenüber dem der meisten Urodelen als primitiver zu betrachten. Das *Quadratum* der Frösche ist in gewissen Grenzen beweglich.

13. Für die Anbahnung von Beziehungen zwischen dem

Pterygoid und der Schädelbasis bei den Amnioten ist die Gegend des Processus basipterygoideus die nach Nr. 11 sich zunächst ergebende Stelle. Dass bei den Schildkröten in der Tat von hier aus ein Übergreifen des sich stark vergrössernden Pterygoids auf den Processus basipterygoideus stattgefunden hat, lehren die Befunde bei Emys und Podocnemis. Als Folge davon ist der Schwund des Processus basipterygoideus anzusehen. Das Hervortreten des Pterygoids und seine Ausdehnung auf die Schädelbasis ist ein Teilvorgang des ganzen Komplexes von Erscheinungen, der zur festen Verbindung des Quadratum mit dem Oberschädel, zur Herstellung eines beisskräftigen Kieferapparates, führt. Der Anstoss zu der Umbildung geht also vom Kieferapparat aus; in dem Kampf zwischen dem Deckknochen (dem Pterygoid) und dem primordialen Skeletteil (dem Processus basipterygoideus) unterliegt der letztere.

14. Diese Erscheinungen können nicht zur Erklärung von Verhältnissen am Säugerschädel herangezogen werden. Denn bei den Säugern erlangt, ganz im Gegensatz zu den Schildkröten, der Processus basipterygoideus im Anschluss an die starke Entfaltung des Gehirns eine beträchtliche Entwicklung als Ala temporalis. Gesetzt also auch, das „Säuger-Pterygoid“ wäre wirklich homolog dem Reptilien-Pterygoid, so würde es auf ganz andere Art und unter anderen Bedingungen an die Schädelbasis gelangt sein müssen als das Pterygoid der Schildkröten. Als wirkliches „Pterygoid“ betrachtet, würde es auch als reduziert zu bezeichnen sein, und man könnte nicht seine eigene starke Entwicklung als Grund für seine Lage an der Schädelbasis anführen. Diese Lage bleibt somit, vom Standpunkt der eben geäusserten Homologie aus, noch durchaus unverständlich, und wird auch durch den Hinweis von Fuchs auf den bei Sphenodon und einigen Sauriern vorhandenen Processus medialis des Pterygoids nicht verständlicher.

15. Dem in Nr. 11 Gesagten zufolge ist es unberechtigt, wenn Fuchs auf Grund des Verhaltens bei Stegocephalen von uralten Beziehungen des Pterygoids zur Schädelbasis spricht und von diesen aus in letzter Instanz die Lagerung des „Säuger-Pterygoids“ an der medial-ventralen Fläche der Ala temporalis glaubt erklären zu können. Jene Beziehungen sind an sich immer als sekundär zu betrachten und entstehen mehrfach selbständig.

16. Aus dem in Nr. 13 und 14 Gesagten ergibt sich ein nicht unwichtiges Argument zugunsten der alten Vorstellung, dass das Echidna-Pterygoid das echte Pterygoid der Non-mammalia repräsentiert. Denn es liegt bei Echidna unterhalb des Processus basipterygoideus wesentlich weiter lateral als das „Säuger-Pterygoid“, bei Ornithorhynchus sogar ganz lateral von dem Fortsatz und ist hier zugleich noch beweglich und unter der Herrschaft eines rudimentären Muskels stehend. Alles dies spricht zugunsten der erwähnten Homologie. Dann aber bleibt, wie in Nr. 4 schon gesagt, für das „Säuger-Pterygoid“ als Vergleichsobjekt nur das Crus transversum parasphenoidei übrig.

Freiburg i. Br., 10. August 1910.

Literaturverzeichnis.

1. Bemmelen, J. F. van, Der Schädelbau der Monotremen. Denkschriften der Medizinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena. Bd. 6. — (Semon, Zoologische Forschungsreisen. Bd. 3). 1901. S. 729—798. 3 Taf. und 6 Fig. im Text.
2. Bender, Otto, Die Schleimhautnerven des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus. Studien zur Morphologie des Mittelohres und der benachbarten Kopfregion der Wirbeltiere. Jenaische Denkschriften. Bd. 7. — (Semon, Zoolog. Forschungsreisen. Bd. 4.). 1906. S. 341—454. 9 Taf. und 22 Fig. im Text.
3. Bendz, H., Bidrag til den sammenlignende Anatomie af Nervus glossopharyngeus, vagus, accessorius Willisii og hypoglossus hos Reptilierne. Kjöbenhavn 1843. 40 S. 10 Taf.
4. Decker, Friedrich, Über den Primordialschädel einiger Säugetiere. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 38. 1883. S. 190—233. 1 Taf.
5. Dursy, Emil, Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. 1869.
6. Fawcett, Edward, On the early stages in the ossification of the pterygoid plates of the sphenoid bone of man. Anatomischer Anzeiger. Bd. 26. 1905. S. 280—286. 5 Fig.
7. Fischer, Eugen, Das Primordialcranium von *Talpa europaea*. Ein Beitrag zur Morphologie des Säugetierschädels. Anatom. Hefte. Bd. 17. 1901. S. 469—548. 6 Taf. und 2 Fig. im Text.
8. — Zur Entwicklungsgeschichte des Affenschädels. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie. Bd. 5. H. 3. 1903. S. 383—414. 2 Taf. und 4 Textfig.
9. Fischer, J. G., Die Gehirnnerven der Saurier. Abhandlungen aus dem Gebiete der Naturwissenschaften, herausg. v. d. Naturwissenschaftlichen Verein in Hamburg. Bd. 2. Abt. 2. 1852. S. 113—212. 3 Taf.

10. Fuchs, H., Über einen Rest des Parasphenoids bei einem recenten Säugetiere. *Anatom. Anzeiger*. Bd. 32. 1908. S. 584—590. 3 Abb.
11. — Betrachtungen über die Schläfengegend am Schädel der Quadrupeda. *Anatomischer Anzeiger*. Bd. 35. 1909. S. 113—167. 25 Abb.
12. — Über Knorpelbildung in Deckknochen, nebst Untersuchungen und Betrachtungen über Gehörknöchelchen, Kiefer und Kiefergelenk der Wirbeltiere. *Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abteilung. Supplement*. 1909. 256 S. 4 Taf. u. 57 Fig.
13. — Über das Pterygoid, Palatinum und Parasphenoid der Quadrupeden, insbesondere der Reptilien und Säugetiere, nebst einigen Betrachtungen über die Beziehungen zwischen Nerven und Skeletteilen. *Anatomischer Anzeiger*. Bd. 36. 1910. S. 33—95. 47 Abb.
14. Fürbringer, Max, Zur Frage der Abstammung der Säugetiere. *Festschrift zum 70. Geburtstage von Ernst Haeckel*, herausg. von seinen Schülern und Freunden. Jena 1904. S. 573—681.
15. Gaupp, E., Die „Columella“ der kionokränen Saurier. *Anatomischer Anzeiger*. Jahrg. 6. 1891. S. 107—117.
16. — Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordialcranium und Kieferbogen von *Rana fusca*. *Morphologische Arbeiten*, herausg. von G. Schwalbe. Bd. 2. 1893. S. 275—481. 4 Taf. u. 2 Textabb.
17. — Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschädels. *Anatomische Hefte*. Bd. 14. 1900. S. 433—595. 6 Taf.
18. — Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*. Bd. 10. 1900. Wiesbaden 1901. S. 847—1001. 5 Abb.
19. — Über die Ala temporalis des Säugerschädels und die Regio orbitalis einiger anderer Wirbeltierschädel. *Anatom. Hefte*. Bd. 19. 1902. S. 155—230. 15 Abb.
20. — Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel. *Anatom. Anzeiger*. Bd. 27. 1905. S. 273—310. 9 Abb. (1905a).
21. — Die Entwicklung des Kopfskeletes. *Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre*. Bd. 3. Abt. 2. Kap. 7. 1905. (1905b).
22. — Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata* var. *typica*. *Jenaische Denkschr.* Bd. 6. Teil 2. — (Semon, *Zool. Forschungsreisen* III, 2). 1908. S. 539—787. 8 Taf. u. 59 Fig. im Text.
23. Hannover, Adolf, Primordialbrusken og dens Forbening i det menneskelige kranium før fødselen. *Vidensk. Selsk. Skr.* 5. Raekke, naturvidenskabelig og matematisk Afd. XI, 6. 1880.
24. Howes, G. B., and Swinnerton, H. H., On the development of the skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*; with remarks on the egg, on the hatching, and on the hatched Young. *Transact. of the Zoological Society of London*. Vol. 16. Pt. I. 1901. S. 1—86. 6 Taf. und 18 Fig. i. Text.

25. Jakoby, Martin, Ein Beitrag zur Kenntnis des menschlichen Primordialcraniums. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 44. 1895. S. 61—86. 1 Taf.
26. Jayne, Horace, Mammalian Anatomy. Pt. I. The skeleton of the cat. Philadelphia 1898.
27. Kampon, N. van, De tympanalstreek van den zoogdierschedel. Inaug.-Diss. phil. Fak. Amsterdam 1904. (Deutsche Bearbeitung: Die Tympanalgegend des Säugetierschädels. Morphol. Jahrbuch. Bd. 34. 1905. S. 321—722. 96 Fig. im Text.)
28. Mead, Charles S., The Chondrocranium of an Embryo Pig, *Sus scrofa*. The American Journal of Anatomy. Vol. 9. Nr. 2. 1909. S. 167—209. 4 Taf. u. 11 Textfig.
29. Noordenbos, W., Über die Entwicklung des Chondrocraniums der Säugetiere. Petrus Camper Dl. III. Afl. 3 en 4. 1905. S. 367—430. 3 Taf.
30. Osawa, Gakutaro, Beiträge zur Anatomie der *Hatteria punctata*. Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 51. 1898. S. 481—691. 53 Fig. im Text.
31. Schauinsland, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I. *Sphenodon*, *Callorhynchus*, *Chamaeleo*. Zoologica. Bd. 16. 1903. S. 1—98. 31 Taf.
32. Schulman, H., Vergleichende Untersuchungen über die Trigemini-Muskulatur der Monotremen, sowie die dabei in Betracht kommenden Nerven und Knochen. Jenaische Denkschriften. Bd. 6. Teil 2. — (Semon, Zoolog. Forschungsreisen. Bd. 3. Teil 2). 1906. S. 297—400. 5 Doppeltafeln u. 11 Fig. im Text.
33. Siebenrock, Friedrich, Zur Kenntnis des Kopfskelettes der Scincoiden, Anguiden und Gerrhosauriden. Annalen des k. k. Naturhistorischen Hofmuseums in Wien. Bd. 7. H. 3. 1892. S. 163—196. 2 Taf.
34. — Das Skelet von *Brookesia superciliaris* Kuhl. Sitzungsber. der Kais. Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathem.-naturw. Cl. Bd. 102. Abt. I. 1893. S. 71—118. 4 Taf.
35. — Das Skelet der Agamidae. Sitzungsberichte der Kais. Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathem.-naturw. Kl. Bd. 104. Abt. I. 1895. S. 1089—1196. 6 Taf.
36. — Das Kopfskelet der Schildkröten. Sitzungsber. d. Kais. Akademie d. Wissenschaften in Wien. Mathem.-naturw. Kl. Bd. 106. Abt. I. 1897. S. 245—328. 6 Taf.
37. Spee, Graf von, Kopf. In: Bardeleben's Handbuch der Anatomie des Menschen. Bd. 1. Abt. 2. 1896.
38. Sutton, J. Bland, Observations on the parasphenoid, the vomer, and the palato-pterygoid Arcade. Proc. Zoological Society 1884. S. 566—573. 2 Taf.

39. Veit, Otto, Über einige Besonderheiten am Primordialcranium von *Lepidosteus osseus*. Anatom. Hefte. Bd. 33. S. 155–203. 12 Abb. im Text. 1907.
40. Versluys, Jan, Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anatomie und Ontogenie der Tiere. Bd. 12. H. 2. 1898. S. 161–406. (Jahreszahl des Bandes: 1899.)
41. Voit, Max, Über einige neuere Ergebnisse am Primordialcranium der Säugetiere. Verhandlungen d. Anatom. Ges. a. d. 23. Verslg. in Giessen 1909. S. 139–147. 3 Abb.
42. — Das Primordialcranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen. Ein Beitrag zur Morphologie des Säugetierschädels. Anatomische Hefte. Bd. 38. H. 3. 1909. S. 425–616. 16 Taf.
43. Watkinson, Grace B., The cranial Nerves of *Varanus bivittatus*. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 35. H. 3. 1906. S. 450–472. 3 Taf.
44. Wiñcza, H., Über einige Entwicklungsveränderungen in der Gegend des Schädelgrundes bei den Säugetieren. Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau. 1896. S. 326–337. (Die polnische Originalarbeit mit den Tafeln findet sich in den Abhandlungen der Krakauer Akademie. Bd. 33. 1896.)

AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU WÜRZBURG.

REIFUNG UND BEFRUCHTUNG DES EIES
DER
WEISSEN RATTE.

VON

J. SOBOTTA,
WÜRZBURG.

UND

G. BURCKHARD,
WÜRZBURG.

Mit 31 Abbildungen auf den Tafeln 7/10.

I. Einleitung.

Während lange Zeit hindurch die Kenntnisse über die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge beim Säugetierei auf den Untersuchungen von Tafani und Sobotta (14) beruhten, sind in den letzten Jahren ziemlich zahlreiche Veröffentlichungen erschienen, die sich mit dem gleichen Gegenstand bei anderen Säugetiereiern beschäftigen. Ausserdem ist das für diese Untersuchungen besonders günstige Ei der Maus in der jüngsten Zeit von verschiedenen Seiten nachuntersucht worden.

Die hauptsächlich hierher gehörenden Arbeiten sind die von Rubaschkin (11) über das Ei des Meerschweinchens, van der Stricht (18) über das Fledermausei, L. Gerlach (5), Kirkham (6, 7), sowie Lams und Doorme (8) über das Ei der Maus. Letztere beschreiben gleichzeitig dieselben Vorgänge beim Meerschweinchenei. Ausserdem enthalten die Mitteilungen von Long (8) und Anikiew (1) kurze Angaben über die Reifung bzw. Befruchtung des Eies der Maus.

Die letztgenannten Autoren haben die von Tafani und Sobotta bereits beobachtete Tatsache, dass einer der beiden Richtungskörper des Eies der Maus an Eileitereiern gewöhn-

lich fehlt, bestätigt. Es sind aber sowohl in bezug auf die Ursache des Fehlens des einen Richtungskörpers als auch in der Frage der Auffassung der beiden Richtungsteilungen ziemlich erhebliche Differenzen zwischen den erwähnten Autoren bestehen geblieben. Im übrigen ist die einschlägige Literatur aus den Arbeiten von Sobotta (14) und van der Stricht (18) zu ersehen, so dass eine nochmalige Aufzählung hier unnötig erscheint.

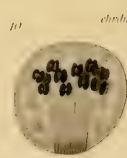
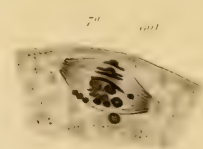
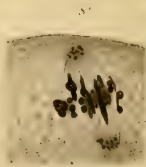
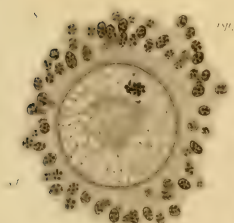
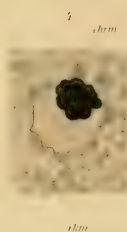
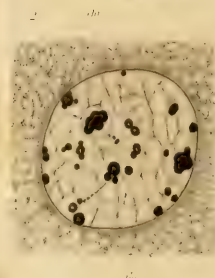
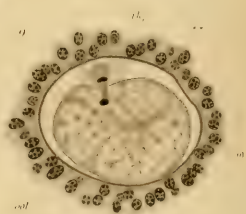
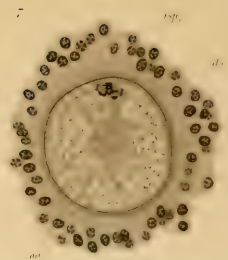
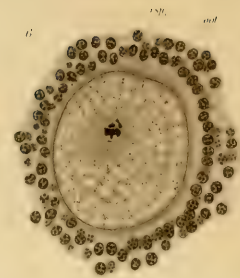
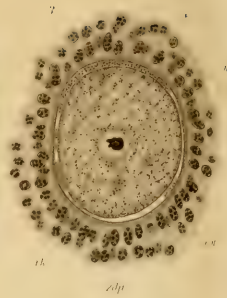
Besonders angesichts der noch ungelösten Frage (siehe Sobotta Nr. 15 u. 16 und unten S. 465), worauf das Fehlen des einen der beiden Richtungskörper beruht, erschien es von Interesse, die Reifungsvorgänge bei einer nahe verwandten Tierform zu untersuchen.

Wir wählten zu diesem Zweck die weisse Ratte, über deren Reifungs- und Befruchtungsvorgänge Untersuchungen nicht vorlagen. Inzwischen ist zwar eine kleine Notiz von Coe (2) publiziert worden, die jedoch einen Anspruch auf Ausführlichkeit kaum machen kann. Ferner erschien die Ratte deswegen besonders günstig, weil neuere und sehr eingehende Untersuchungen über die Spermatogenese dieses Nagers, namentlich über die den Richtungsteilungen des Eies entsprechenden Spermatocyteinteilungen vorliegen. Es kommt hier in erster Linie die Arbeit von Duesberg (4) in Betracht.

Wenn die Resultate unserer Arbeit auch in vieler Hinsicht die bei der Maus gefundenen Tatsachen bestätigen, so haben sich doch mancherlei Unterschiede bzw. Ergänzungen der Befunde bei der Maus ergeben, die eine ausführliche Darstellung des Reifungs- und Befruchtungsvorganges auch bei der Ratte rechtfertigen.

Besondere Sorgfalt wurde darauf verwendet, genügendes Material über den Ablauf der Richtungsteilungen zu bekommen, während die eigentlichen Befruchtungsprozesse an einem weniger reichlichen Material studiert wurden.

leg



spk

II. Material und Methode.

Es wurden im ganzen 46 Tiere untersucht, und zwar in den ersten beiden Tagen post partum.

Bekanntlich ovulieren die meisten, wenn nicht alle Säugtiere unmittelbar nach dem Wurf. Da ein anderer Ovulationstermin bei der Ratte nicht bekannt ist, musste dieser benutzt werden. Einige Stunden nach dem Wurf wurde das männliche Tier zugesetzt, und $7\frac{1}{2}$ bis 38 Stunden danach das weibliche Tier getötet.

Ob eine Begattung stattgefunden hatte oder nicht, konnte äusserlich nicht festgestellt werden, da ein Vaginalpfropf, wie er sich in so typischer Weise bei der nahe verwandten weissen Maus findet, trotz gegenteiliger Behauptungen niemals vorhanden war. Die Begattung selbst zu beobachten, gelang uns nie trotz mehrfacher Versuche. Auch die mit der Wartung und Fütterung der Tiere beauftragten Diener konnten nur selten Begattungsversuche wahrnehmen. Es musste sich die Untersuchung daher auf die Anwesenheit von Sperma im Uterus beschränken, die in der grossen Mehrzahl der Fälle auch vorgenommen wurde. Dass dieser Befund vielfach negativ ausfiel, beruht nicht nur darauf, dass viele Tiere zur Zeit der Untersuchung noch nicht begattet waren, sondern auch auf dem Umstand, dass die Spermatozoen eine sehr geringe Lebensdauer haben und relativ bald absterben (s. u.).

Die erhaltenen Resultate können als ziemlich gute bezeichnet werden, insofern als der Versuch, Reifungs- und Befruchtungsstadien auf diesem Wege zu erhalten, nur bei 5 Tieren, d. h. bei etwa 10%, misslang.

Bei 41 Tieren wurden entweder Ovarialeier im Stadium der ersten Richtungsspindel bzw. den Prophasen dieser Teilung beobachtet, oder bereits entleerte Eier in der Tube aufgefunden. Da bei der Ratte gleichzeitig sehr zahlreiche

Eier bei jeder Ovulation reifen und entleert werden, in der Regel noch erheblich mehr als bei der Maus, beziehen sich diese Untersuchungen an 41 erfolgreich getöteten Tieren auf ein recht erhebliches Material. Im ganzen gelangten über 300 Eier zur Beobachtung, und zwar über 70 im Eierstock und erheblich über 200 im Eileiter.

Die ältesten der hier gefundenen Stadien stehen im Beginn der Furchung und werden in dieser Veröffentlichung nicht weiter berücksichtigt werden. Es handelt sich jedoch nur um die Eier von 2 Tieren, von denen einige noch im Vorkernstadium, also vor der ersten Furchungsteilung sich befanden.

Das Stadium der Vorkerne wurde über 100 mal beobachtet, ältere Stadien der Befruchtung (Vereinigung der Vorkerne, erste Furchungsspindel) kamen nicht zur Untersuchung. Ebenfalls über 100 Eier wurden im Stadium der zweiten Richtungsspindel, teils noch unbesamt, zum grossen Teil aber mit eingedrungenen Spermatozoen gefunden.

Rechnet man ungefähr 10% Eier ab, bei denen die Konservierung aus zum Teil unbekannten Gründen versagte, und etwa weitere 10%, wo Schnittartefakte oder ungünstige Schnittrichtung die Verwertung der Präparate erschwerte oder unmöglich machte, so bleiben immerhin noch weit über 250 Eier übrig, die für die Zwecke dieser Arbeit verwertet werden konnten, eine ganz stattliche Zahl, zumal wenn man bedenkt, dass sie sich von der Prophase der ersten Richtungsspindel bis auf das Stadium der ausgebildeten Vorkerne erstrecken, also auf eine relativ kurze Spanne der Entwicklung. Trotzdem ist das für die Beurteilung dieser kurzen Entwicklungsperiode des Eies der Ratte so reichliche Material nicht ganz lückenlos, und gerade einige der Stadien, welche geeignet gewesen wären, Aufschluss über den Verbleib des bei der Ratte fast immer an den Eileitereiern fehlenden ersten Richtungskörpers zu geben, konnten nicht beobachtet werden. Ebenso-

wenig wurden Eier auf dem Wege zwischen Eierstock und Eileiter gefunden, wie dies insbesondere von dem einen von uns (14) und Rubaschkin (11) bei Maus und Meerschweinchen geschehen ist.

Die zu untersuchenden Tiere wurden mit Chloroform getötet, die Bauchhöhle eröffnet, Tuben und Eierstock mit dem angrenzenden Abschnitt des Uterus (nach erfolgter Untersuchung auf Vorhandensein von Sperma in letzterem) vorsichtig herausgeschnitten und in die Konservierungsflüssigkeit eingelegt. Auf Grund der guten Erfahrungen, die der eine von uns und andere bei der Maus mit Flemmingscher Flüssigkeit gemacht haben, wurde auch diese zur Konservierung verwendet, ergab jedoch in der Regel bei der Ratte keine besonders guten Resultate. Dagegen erwies sich die Zenersche Flüssigkeit als ein sehr brauchbares Konservierungsmittel, das in der grossen Mehrzahl der Fälle die Eier, Ovarial- sowohl wie Tubeneier, vorzüglich erhielt. Vorteilhaft ist es jedoch, den Essigsäuregehalt von 5%, wie er gewöhnlich gebräuchlich ist, etwas zu vermindern, da das Oolemma (*Membrana pellucida*) der Eier, wie bekannt, gegen viele Säuren sehr empfindlich ist und bei starkem Essigsäuregehalt häufig zu Quellungen resp. gelegentlich zu vollständiger Auflösung geführt hat.

Die Dauer der Konservierung betrug in der Regel 12 Stunden (bei Flemmingscher Flüssigkeit das Doppelte bis Dreifache), dann wurde in gewöhnlicher Weise nachbehandelt, d. h. nach gründlichem Auswässern in fliessendem Wasser in allmählich steigendem Alkohol erhärtet und durch Jodzusatze die eventuell entstandenen Sublimatniederschläge gelöst.

Die Präparate wurden ausschliesslich in Paraffin eingebettet mittelst Chloroforms und Chloroform-Paraffins, wobei die Dauer der Einwirkung des flüssigen Paraffins möglichst eingeschränkt wurde, was bei genügend lang dauernder Durchtränkung mit Chloroform-Paraffin bei Bruttemperatur leicht mög-

lich ist. Die Schnittdicke schwankte zwischen $7\frac{1}{2}$ und 10 μ . Wenn es für die Erkennung mancher Strukturverhältnisse vielleicht auch vorteilhafter gewesen wäre, feinere Schnitte zu verwerten, so würde damit die Zahl der anzufertigenden Präparate ganz erheblich gesteigert worden sein, ohne dementsprechend vermehrten Nutzen zu bringen, im Gegenteil, zur Lösung mancher Fragen, wie die Bestimmung der Chromosomenzahl der Richtungsspindeln etc., sind dickere Schnitte oft nur von Vorteil. Man bedenke auch, dass man bei einer so grossen, fast rein protoplasmatischen Zelle, wie sie das Säugetierei darstellt, mit viel dickeren Schnitten auskommt als bei einem kleinzelligen kernreichen Gewebe, zumal bei dem kleinen Ei der Ratte, wo ähnlich wie bei dem der Maus keine störenden Dotterelemente die Durchsichtigkeit des Eiprotoplasma beeinträchtigen¹⁾.

Die mit Wasser und Eiweissglycerin aufgeklebten Präparate wurden in verschiedener Weise gefärbt. Am meisten bewährte sich Eisenhämatoxylinfärbung nach M. Heidenhain mit vorausgegangener Färbung mit Bordeaux R. Diese Färbung wurde in der grossen Mehrzahl der Fälle verwendet.

Die auf den Tafeln befindlichen Zeichnungen sind sämtlich mit Hilfe von Mikrophotographien hergestellt. Wir erhielten eine grössere Anzahl von Präparaten, die sich für die mikrophotographische Aufnahme vorzüglich geeignet hatten. Wenn trotzdem von einer direkten Reproduktion dieser Photographien hier abgesehen worden ist, so liegt das in erster Linie daran, dass die Reproduktion solcher Schwierigkeiten verursacht und die Beurteilung von Mikrophotographien wohl dem in dieser Hinsicht Sachverständigen leicht, dem photo-

¹⁾ Trotzdem darf man die Differenzierung der Eisenhämatoxylinpräparate nicht soweit führen, dass die benachbarte Eileiterwand bereits vollkommen differenziert ist. Die Durchschnitte des Eies werden vom Eisenaalaun schneller angegriffen als die übrigen Gewebe.

graphischen Laien aber bekanntermassen sehr schwer fällt. Es wurde daher vorgezogen, von den mikrophotographischen Aufnahmen Zeichnungen anzufertigen, die die Eier in 550- und 1650 facher Vergrösserung zur Darstellung bringen. Es sind die stärkeren Vergrösserungen also genau dreifach so stark gewählt wie die der Übersichtsbilder.

III. Physiologische Vorbemerkungen über die Ovulation und Copulation der Ratte.

Da der Follikelsprung selbst nicht beobachtet wurde, können wir Angaben über das Verhalten des Graaf'schen Follikels während dieser Zeit nicht machen. Dagegen wurden sprungreife Follikel, wahrscheinlich unmittelbar vor dem Platzen in grösserer Anzahl untersucht und wir verweisen in dieser Hinsicht auf den morphologischen Teil der Arbeit.

Was die Frage der Beziehung zwischen Copulation und Ovulation anlangt, so ist durch die Untersuchungen des einen von uns (14) für die Maus mit Sicherheit festgestellt, dass die Ovulation spontan erfolgt, unabhängig von der Copulation, womit zwar Gerlach's (5) Beobachtungen im Widerspruch zu stehen scheinen. Es ist jedoch dem einen von uns (14) in einer grossen Reihe von Fällen gelungen, die absolut spontane Ovulation selbst bei vollkommen isoliert gehaltenen weiblichen Tieren festzustellen, wo jeglicher, auch der geringste Einfluss des männlichen Tieres vollkommen ausgeschaltet werden konnte.

Bekanntlich ist das gleiche beim Menschen der Fall, wie durch die Anwesenheit typischer Corpora lutea auch bei absolut virginellen Individuen nachgewiesen werden kann. Dass auch bei Affen die Ovulation spontan erfolgt, konnte der eine von uns gelegentlich ebenfalls feststellen, als er zufälligerweise die Eierstöcke eines mehrere Monate lang in der hiesigen Universitäts-Augenklinik gehaltenen Makakusweibchens zur Unter-

suchung bekam; es fand sich in dem einen Eierstock ein zwar nahezu ausgebildetes, aber vollkommen frisches Corpus luteum mit noch intaktem Blutcoagulum.

Abweichend verhalten sich dagegen einige andere Säugetiere, und insbesondere vom Kaninchen ist es bekannt, dass die Ovulation erst nach der Copulation erfolgt, wie namentlich die Untersuchungen von Regaud, Winiwarter (21) u. a. ergeben haben, und was wir selbst auf Grund eigener Erfahrungen bestätigen können. Jedenfalls schliesst sich die Ratte in ihrem Verhalten unmittelbar an die Maus an, wie aus der nahen Verwandtschaft der beiden Tiere zu erwarten war. Wir haben in 5 absolut sicheren Fällen Eier in der Tube gefunden, wo eine Begattung nicht stattgefunden hatte, d. h., da wir die Begattung selbst nie zu beobachten Gelegenheit hatten, es konnte in diesen Fällen weder im Uterus noch in den Tuben Sperma nachgewiesen werden, und die Eier selbst waren unbesamt. Es waren diese Tiere also getötet worden, ehe die Begattung erfolgt war, und sie hatten spontan ovuliert. Dagegen kann sehr wohl auch Begattung stattfinden, bevor die Follikel geplatzt sind. Wir haben in mehreren Fällen lebende Spermatozoen im Uterus als sicheres Zeichen einer erfolgten Begattung nachweisen können, während die Eier noch im Eierstock waren, aber die Zeichen der Reife, d. h. die erste Richtungsspindel bereits erkennen liessen. Die mikroskopische Untersuchung der Schnittserien des Eileiters ergab das Resultat, dass bei einem Tiere im Bereiche des ganzen isthmischen Teiles der Tube Spermatozoen zu finden waren, während in einem anderen nur in der unmittelbar in den Uterus übergehenden Tubenschlinge Samenfäden gefunden wurden. Es kommt also bei der Ratte sowohl vor, dass die reifenden und befruchtungsfähigen Eier in den Eileiter entleert werden und dort auf die Besamung seitens der Spermatozoen warten, als auch dass die letzteren in der Tube der aus dem Eierstock

zu entleerenden Eier harren. Diese Beobachtungen stimmen mit den bei der Maus und dem Meerschweinchen gemachten Erfahrungen überein, während van der Stricht (18) angibt, dass die Spermatozoen bis in den Periovarialraum bei der Fledermaus vordringen. Das ist nach unseren Erfahrungen weder bei der Ratte noch bei der Maus der Fall. Hier gelangen die Samenfäden nicht über den (erweiterten) ampullären Teil des Eileiters hinaus.

Als Ort der Befruchtung ist der ampulläre Teil der Tube anzusehen, in ganz ähnlicher Weise, wie dies von dem einen von uns (14) bei der Maus und von Rubaschkin (11) beim Meerschweinchen beobachtet worden ist. Es ist der Teil der Tubenampulle, der die ovulierten Eier aufnimmt, stark erweitert und mit Flüssigkeit erfüllt, so dass die frisch entleerten Eier in einer manchmal direkt blasenförmig erweiterten Tubenschlinge mit oft extrem verdünnter Wand liegen. Der eine von uns (14) hat bei der Maus die Vermutung ausgesprochen, dass es sich hier weniger um ein Tubensecret handelt, als vielmehr um Ansaugung der im Periovarialraum des Tieres kurz vor der Ovulation regelmässig stark vermehrten Flüssigkeitsmenge, so dass die Eier der Maus nicht allein durch Wirkung des Flimmerepithels der abdominalen Tubenmündung in den Eileiter aufgenommen würden.

Dass das Eileiterepithel secretorische Funktionen ausübt, ist kürzlich von Schaffer (12) beschrieben worden, insbesondere allerdings beim Kaninchen, wo sich als typisches Eileitersecret die erst während der Furchung des Kanincheneies auftretende dicke Gallertschicht, die sog. Eiweiss-hülle, bildet. Allerdings können wir auf Grund eigener Erfahrungen feststellen, dass in der Tube des Kaninchens eigentümliche, konzentrisch geschichtete, kugelige Secretmassen von beträchtlicher Grösse regelmässig während der Befruchtungsvorgänge zu finden sind. Andeutungsweise kommen ähnliche

Bildungen, nur in viel kleinerer Form, als homogene, mit sauren Anilinfarbstoffen ziemlich intensiv färbbare Secretmassen auch bei der Ratte vor (s. u.).

Fast immer ovulieren bei der Ratte beide Eierstöcke, und zwar scheint das Bersten sowohl sämtlicher Follikel eines Eierstockes, als auch die Tätigkeit der Organe beider Seiten ziemlich gleichzeitig oder wenigstens in nur geringen Zwischenräumen zu erfolgen. Wir haben zum mindesten stets nur Ovarialeier oder Eileitereier in unserem Material bei ein und demselben Tier gefunden.

Was die Zahl der Eier anbetrifft, so ist die höchstbeobachtete beider Ovarien 13, die geringste 4; letzteres muss aber als Ausnahme bezeichnet werden, in der Regel dürften 8—10 Eier gleichzeitig ovuliert werden. Die grösste Zahl der aus einem Eierstock entleerten Eier betrug 8.

Die gleichzeitig ovulierten Eier sammeln sich in dem bläschenförmig erweiterten Abschnitt der Ampulle und legen sich in der Regel dicht nebeneinander, oft so dicht, dass die mit den Eiern entleerten Haufen der sog. Discuszellen eine einheitliche Masse bilden, in der 3 und mehr Eier zusammen gelegen sind.

Als Regel dürfte zu betrachten sein, dass zu den in der Ampulle so angesammelten Eiern die Spermatozoen hinzutreten (s. a. oben), wobei die schon während der Ovulation etwas gelockerten Discuszellen dem Vordringen der Samenfäden keinerlei Schwierigkeiten zu machen scheinen. Die Zahl der in die Tube eindringenden Samenfäden ist verhältnismässig recht gering, namentlich im Vergleich zu der grossen Menge des in den Uterus ejakulierten Sperma. Es stimmt das mit der Beobachtung des einen von uns (14) bei der Maus vollkommen überein, wenn auch Lams und Doorme(8) häufiger und mehr Spermatozoen in der Tube der Maus gefunden zu haben behaupten. Im allgemeinen ist es bei der Ratte leichter,

Samenfäden in der Umgebung der Eier kurz vor oder kurz nach der Besamung nachzuweisen als bei der Maus. Es scheint also, als ob die Zahl der eindringenden Spermatozoen bei der Ratte doch etwas grösser sei als bei der Maus; immerhin ist sie verhältnismässig gering. Allerdings erleichtert die beträchtlich stärkere Länge der Rattenspermatozoen ihr Auffinden erheblich. Es gehören die Samenfäden der Ratte ja zu den längsten unter allen Säugetieren.

Der Umstand, dass man überhaupt nur kurz vor oder kurz nach der Besamung Spermatozoen in der Tube findet, erklärt sich daraus, dass die Lebensdauer der Samenfäden in der Tube sowohl als im Uterus eine sehr beschränkte ist, ganz im Gegensatz zu der wohl noch nicht stricte bewiesenen Angabe für den Menschen (Lebensdauer von Tagen und Wochen) und dem sicher beobachteten Verhalten bei manchen Fledermäusen, wo das Sperma den ganzen Winter über im Uterus lebend bleibt, da die Tiere im Herbst begattet werden und erst im Frühjahr beim Erwachen aus dem Winterschlaf die Befruchtung erfolgt¹⁾.

Die Ratte verhält sich hierbei wie ihre nächste Verwandte, die Maus. Wir haben schon bei Tieren, die 14 Stunden nach Zusetzen des männlichen Tieres getötet wurden, tote Spermatozoen im Uterus nachweisen können. Da das männliche Tier aber niemals sofort, sondern meist erst nach Verlauf einiger Stunden die Begattung vorgenommen haben wird²⁾, so dürfte die Lebensdauer der Spermatozoen in den weiblichen Geschlechtswegen die Zeit von 10 Stunden kaum überschreiten, was auch mit den bei der Maus beobachteten Tatsachen gut

1) Auch bei anderen Säugetieren scheinen sich die Spermatozoen viel länger lebend im Uterus zu erhalten.

2) Wenigstens konnten wir nie beobachten, dass selbst bei längerem Warten das männliche Tier die Begattung gleich nach dem Zusammentreffen mit dem brünstigen Weibchen vornahm.

übereinstimmt. Tote Spermatozoen wurden noch bis zu 24 Stunden nach Zusetzen des männlichen Tieres gesehen, dagegen auch bereits nach 18 Stunden trotz erfolgter Befruchtung keine Spermatozoen mehr gefunden.

Da die Begattung des weiblichen Tieres, wie die Entwicklungszustände der Eier erkennen lassen, zu sehr ungleicher Zeit nach dem Zusetzen des männlichen Tieres erfolgte (etwa 9—12 Stunden oder noch später), so ist in dem Falle von 24 Stunden die Begattung wohl relativ spät vor sich gegangen. In der Regel gehen die toten Spermatozoen sehr bald völlig zugrunde, so dass bereits in den frühesten Stadien der Befruchtung in der Regel weder in der Umgebung der Eier in der Tube noch auch im Uterus Sperma oder Spermareste gefunden werden, ein Verhalten, das wieder ganz dem bei der Maus zu beobachtenden entspricht.

Die Ovulation erfolgt nach unseren Beobachtungen zwar immer innerhalb von 36 Stunden post partum, jedoch zu sehr verschiedener Zeit, oft schon wenige Stunden nach vollendetem Wurf¹⁾, oft aber auch erheblich später.

Einige Zeit nach erfolgter Besamung der Eier, also nach erfolgreichem Zusammentreffen von entleerten Eiern und Spermatozoen in der Tubenampulle kommt es zu einer allmählichen Verengerung des bläschenförmig erweiterten und stark ausgedehnten Tubenabschnittes, und gleichzeitig beginnt die Passage der Eier durch den Eileiter, die schon in den späteren Stadien der Befruchtung in den engeren und weniger faltenreichen isthmischen Teil der Tube treten, in dem sie bekanntlich ihre Furchung durchmachen.

Was den Durchgang der Eier durch den Eileiter betrifft, so wird die Rolle, die der Wirkung des Flimmerepithels da-

¹⁾ Der Wurf geht überhaupt sehr langsam von statten. Infolgedessen kam es einige Male vor, dass Tiere, von denen man glaubte, sie hätten aus-
geworfen, noch Jungen im Uterus trugen.

bei gewöhnlich zugeschrieben wird, wohl überschätzt. Bei der Maus flimmert der an den Uterus angrenzende isthmische Teil der Tube überhaupt nicht, so dass die Möglichkeit der alleinigen Wirkung des Flimmerepithels von vornherein fortfällt und die Peristaltik der Tubenmuskulatur als ursächliches Moment betrachtet werden muss. Bei der Ratte konnten wir zwar fast stets auch deutliche Flimmerhaare an den Zellen des isthmischen Teiles nachweisen, trotzdem dürfte aber auch hier der Einfluss der Peristaltik nicht zu unterschätzen sein, zumal der Flimmerstrom auch kein ununterbrochener zu sein scheint.

Sobald die befruchteten bzw. besamten Eier in den isthmischen Teil des Eileiters getreten sind, liegen sie nicht mehr dicht benachbart, sondern oft in merklichen Zwischenräumen voneinander.

IV. Das Ovarialei während der letzten Stadien der Reifung.

Zur Zeit des Wurfes enthält der Eierstock der Ratte eine grössere Anzahl sprungreifer oder nahezu sprungreifer Graaf-scher Follikel, d. h. es finden sich durch Liquorbildung stark ausgedehnte, der Oberfläche des Organes genäherte und von einer nur dünnen Wandschicht begrenzte Follikel, die die Eier, d. h. die Oocyten I. Ordnung (s. u.) enthalten.

Fig. 1, Tafel 7/8 stellt einen Graafschen Follikel der Ratte kurz vor dem Follikelsprung dar, dessen Ei sich bereits in der Prophase der ersten Richtungsteilung befindet (s. u.). Man erkennt eine grosse, mit körnigem Gerinnsel des Liquor gefüllte Follikelhöhle, die von einer, aus mehreren bis zahlreichen Lagen von Epithel gebildeten Wand begrenzt wird. In der Nähe der Eierstocksoberfläche, also der späteren Sprungstelle sitzt das Ei mit seinem Discus an einem verhältnismässig dünnen Epithelstiel. Links neben diesem ist die Follikel-

wand stark verdünnt und man wird kaum fehlgehen, wenn man an diesem Punkt die Stelle des Follikelsprunges sucht. Ausser dem Follikelepithel bildet die an der Eierstocksoberfläche stark gedehnte, sonst ziemlich starke, und durch mächtige, intensiv gefüllte Blutgefässe ausgezeichnete Theka die Follikelwand. Ein ganz ähnliches Verhalten zeigten auch die übrigen Follikel, die kurz vor oder während der Follikelreife beobachtet wurden.

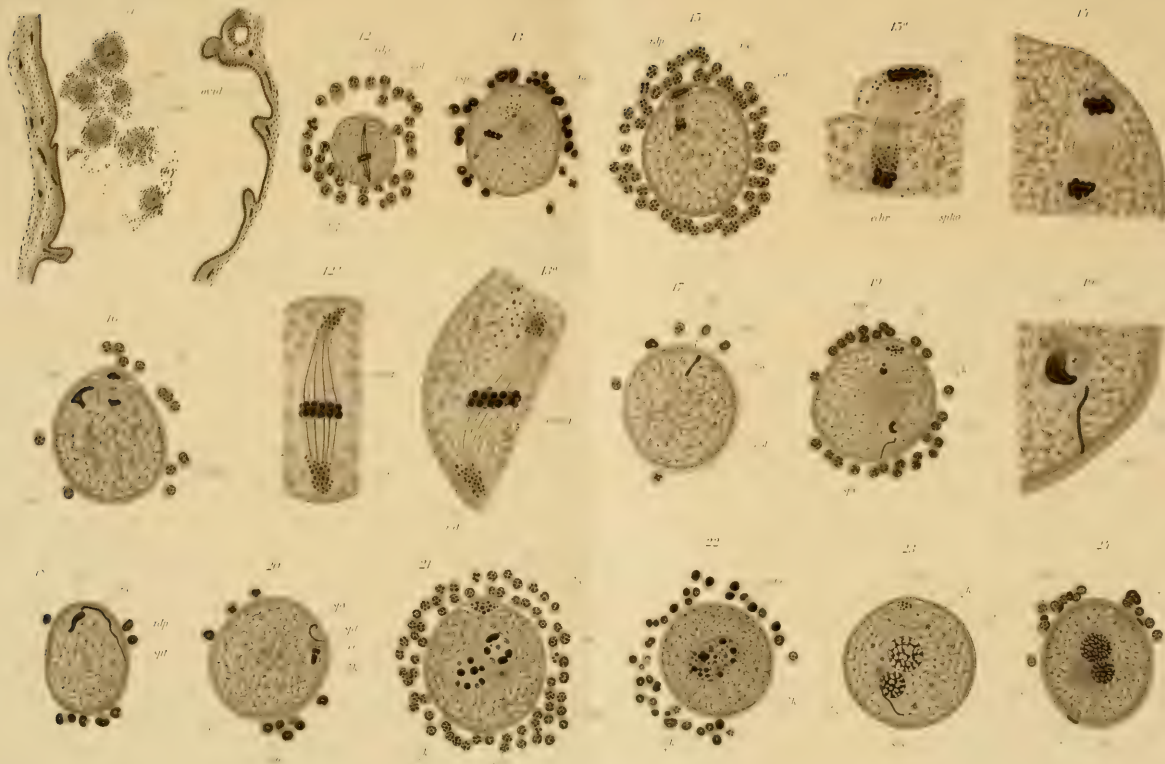
Die Eier dieser Follikel sind von einem mehr oder weniger stark vom wandständigen Epithel isolierten Discus umgeben. Der Durchmesser des genau kugeligen Eies beträgt an konservierten Präparaten ca. 60—65 μ ¹⁾. Es enthält ein oft nur sehr wenig excentrisch gelegenes Keimbläschen von ca. 25 μ Durchmesser, in dem sich in der Regel noch mehrere grosse Nucleolen erkennen lassen.

Das Ei befindet sich im Stadium der Oocyte I. Ordnung gegen Ende der Wachstumsperiode; es vergrössert sein Volumen während der folgenden Entwicklungsstadien nicht mehr.

Kurze Zeit nach dem Wurf, allerdings nach unseren Erfahrungen in einer etwas wechselnden Zeit, meist aber einige, oft gar nur wenige Stunden danach bereitet sich die erste Oocyteileitung vor, d. h. es kommt zur Bildung der ersten Richtungsspindel.

Die frühesten Stadien der Prophase dieser Teilung, die wir beobachten konnten, bestanden darin, dass das Keimbläschen des Eies auf einem feinen und zarten Liningerüst in der Umgebung der stark vacuolisierten und nur noch blass färbbaren Nucleolen eine Anzahl chromatischer Klumpen zeigte, die auch sonst hie und da im Liningerüst zerstreut vor-

¹⁾ Bei der Maus 65—70 μ , an Präparaten gemessen, die in Flemmingscher Lösung konserviert waren. Die Eier, die in Sublimatgemischen fixiert wurden, waren in der Regel etwa 10% kleiner. Danach kann man wohl schliessen, dass die Eier von Maus und Ratte wesentlich gleich gross ist.



gefunden wurden. Fig. 2, Tafel 7/8 stellt ein Keimbläschen eines derartigen Eies dar, in dem die Nucleolen bereits vollkommen aufgelöst sind und in dessen Liningerüst eine Anzahl sehr verschieden grosser dieser chromatischen Klumpen verteilt sind, während die Kernmembran als solche noch vollkommen erhalten ist. Der Kern erscheint infolge der Anordnung des Chromatins zu einzelnen dicken, durch weite Zwischenräume getrennten Klumpen auffällig hell, schon bei der Betrachtung mit schwacher Vergrösserung. Dabei besitzt er aber die stattliche, oben angegebene Grösse. Auf weite Strecken erscheint das Liningerüst nackt und von Chromatin nicht bedeckt.

Die folgenden, zur Beobachtung gelangten Stadien zeigen den Kern sehr stark verkleinert, auf weniger als die Hälfte seines Volumens. Die Kernmembran ist noch erhalten, wenn auch ebenso wie die Reste des Liningerüsts stark zusammengefaltete, und das Chromatin hat sich zu einem dichten Klumpen zusammengeballt, der aus einzelnen, nahezu kugeligen Chromosomen zu bestehen scheint. Es liegen diese jedoch, wie in Fig. 3—5, Tafel 7/8 abgebildet, so eng zusammen, dass eine genaue Beobachtung der Form der einzelnen Chromosomen fast unmöglich gemacht wird. Die vorher schon stark gefaltete Kernmembran löst sich nun vollends auf und an Stelle des riesigen Keimbläschens erscheint jetzt in der Prophase der ersten Richtungsteilung ein relativ kleiner Chromatinhaufen im Ooplasma, in der Regel deutlich leicht excentrisch, aber durchaus nicht an der Oberfläche des Eies (sogar dem Centrum viel näher als der Oberfläche) gelegen, der aus einer nicht genau festzustellenden Anzahl deutlich getrennter, aber eng beisammenliegender, etwa kugeliger Chromosomen besteht. Der ganze Chromatinhaufe ist jetzt nur etwa 8—9 μ gross, erscheint daher bei Anwendung schwacher Vergrösserungen nur als ein dunkler Punkt im Ooplasma (Fig. 5, Tafel 7/8).

Aus den so dicht zusammengedrängten Chromosomen

bildet sich bald darauf der Äquator der ersten Richtungs-
spindel. Diese erscheint anfangs als eine relativ kleine, kurze,
aber ziemlich breite Figur, die ebenfalls etwas excentrisch,
aber noch relativ nahe dem Mittelpunkt des Eies gelegen ist.
Ihr längster Durchmesser beträgt etwa $12,5\ \mu$, ihre Breite etwa
 $9\ \mu$. Die Spindelfasern sind schon ziemlich deutlich, aber lange
noch nicht so kräftig entwickelt wie später. Man erhält nur
den Eindruck von kurzen, gebogenen, von Pol zu Pol durch-
laufenden Fasern, die in der Nähe der offenen Pole verdickt
erscheinen. Teils am Äquator, zum Teil aber auch ausserhalb
seines Bereiches liegen etwa 12—15 etwas verschieden grosse,
chromatische Klumpen der Spindel an. Ihre Form kann noch
keine regelmässige genannt werden, sie haben aber zum Teil
bereits die für die späteren Stadien des ausgebildeten Monasters
charakteristische Gestalt, während ein anderer Teil eiförmig
bis elliptisch erscheint.

Die junge Spindelfigur liegt noch innerhalb der an den
Ovarialeiern meist zu beobachtenden Zone dichter Protoplasmastruktur in der Nähe des Eicentrums, während sie im
ausgebildeten Monasterstadium oberflächlich, ausserhalb dieser
Zone im mehr vacuolisierten Teile des Ooplasma gefunden
wird (s. u.).

Das ausgebildete Monasterstadium der ersten Richtungs-
teilung wurde in zahlreichen Fällen beobachtet. Die ziemlich
kurze und breite, auch relativ kleine Spindelfigur steht anfangs
tangential und misst etwa $15\ \mu$ in der Länge und $9\ \mu$ in der
Breite. Die Spindel hat sich also im wesentlichen nur etwas
in die Länge gestreckt, nicht aber verbreitert. Ihre Pole sind
in der Regel vollkommen offen, von Centrosomen ist niemals
etwas beobachtet worden. Dass solche sich an derartig offenen
Spindelpolen finden sollten, ist ja auch a priori hochgradig
unwahrscheinlich.

Die Spindelfasern laufen mindestens zum grossen Teil von

Pol zu Pol durch, stellen also eine Centralspindel dar. Mantelfasern lassen sich nur schwer feststellen und sind wahrscheinlich äusserst fein. Die Tatsache, dass die Hauptmasse der Spindel aus ununterbrochen durchlaufenden Fasern besteht, lässt sich mit noch weit grösserer Sicherheit beobachten als bei der Maus, wo trotz der stärkeren Grösse der Spindel die Fasern selbst viel zarter sind. Bei der Ratte sind sie sehr deutlich, so dass die ganze Spindelfigur schon bei relativ schwachen Vergrösserungen erkennbar ist. Die Spindelfasern sind an den Polen in der Regel stark verdickt, intensiver färbbar und häufig mit dunkel gefärbten Körnchen dicht besetzt. Am Äquator findet sich eine nur selten mit Sicherheit festzustellende Zahl von Chromosomen, deren Form zwar viel Unregelmässigkeiten aufweist, die aber doch im wesentlichen so gestaltet sind, dass man als die Grundform jene eigentümliche, zuerst von dem einen von uns (14) bei der Maus beschriebene Gestalt annehmen muss, wie sie Fig. 7 a, Tafel 7/8 oben zeigt. Diese Form als die Grundform zu betrachten, dürfte man um so mehr berechtigt sein, als die gleiche Gestalt in wohl noch regelmässigerer Weise bei der nahe verwandten Maus wiederkehrt, zweitens weil sie in viel regelmässigerer Form bei der ersten Spermatocyteilung der Ratte beobachtet wird, wie aus der Beschreibung von Duesberg (4) mit deutlicher Klarheit hervorgeht.

Die Unregelmässigkeiten in der Form der Chromosomen bei der ersten Richtungsteilung sind wohl darauf zurückzuführen, dass sie im frühen Monasterstadium noch nicht sämtlich die charakteristische Gestalt angenommen haben, sondern zum Teil noch mehr der in der Prophase beobachteten Kugelform ähnlich bleiben, in den späteren Monasterstadien wohl darauf, dass die Teilungen nicht gleichzeitig bei allen Chromosomen erfolgen, so dass man geteilte und ungeteilte an ein und derselben Spindel nebeneinander findet. Dieser Umstand erschwert wohl auch in den meisten Fällen die Zählung.

In manchen Fällen findet man auffällig wenige, zum Teil aber noch sehr grosse Chromosomen, namentlich wenn die Spindelfigur noch kurz und unausgebildet ist. In einem solchen Falle wurden nur höchstens 10 gezählt, wahrscheinlich waren es aber weniger als 10 Chromosomen; in anderen Fällen konnten sicher mehr als 12 festgestellt werden, in einem weiteren bestimmt 18 und in einigen Eiern sogar bestimmt mehr als 20 (siehe auch unten S. 476).

Wenn auch in einem Ei z. B. mit Sicherheit 11 Chromosomen am Äquator der Richtungsspindel beobachtet wurden, so dürfte dennoch diese Zahl nicht die normale resp. reduzierte Chromosomenanzahl darstellen. Wir glauben vielmehr annehmen zu müssen, dass die Zahl der Chromosomen der ersten Richtungsspindel bei der Ratte ebenso wie bei der Maus 16 ist und dass diese bereits die reduzierte Chromosomenzahl darstellt. Die Normalzahl würde damit für die Ratte 32 sein (siehe auch unten S. 476).

Genauere Angaben über die bei der Spermatogenese der Ratte auftretende Chromosomenzahl liegen leider auch in den neueren Arbeiten nicht vor. Duesberg (4) gibt mit aller Reserve die Zahl 12 an, während früher Moore (10) behauptet hatte, dass sie nur 8 betrüge; allerdings haben fast alle Nachuntersucher diese Zahl für zu gering erklärt. Wir werden unten (S. 476) auf diese Frage noch zurückkommen.

Wie gesagt, macht trotz der Möglichkeit, die uns in einigen Fällen vorlag, die Chromosomen genau zählen zu können, die Feststellung der Zahl grosse Schwierigkeiten. Aber mit Rücksicht auf die von dem einen von uns (14 u. 15) erfolgten Feststellungen bei der Maus dürfte es doch wahrscheinlich sein, dass die Zahl 16 für die Ratte die richtige ist. Allerdings hatte Tafani (s. u. Nr. 14) früher für die Maus 20 Chromosomen angenommen und neuerdings gibt Long in einer kurzen Notiz (9) die gleiche Zahl an, erkennt aber die Schwierig-

keit einer einheitlichen Zählung an (im übrigen siehe über diese Frage Sobotta [15]).

Ziemlich charakteristisch für die erste Richtungsspindel ist es, dass die Chromosomen nur in den seltensten Fällen genau am Äquator liegen, meist verteilen sie sich auf eine grössere Strecke der Spindel in der Nähe des Äquators auch im ausgebildeten Monasterstadium, und selbst schon dann, wenn die Spindel aus der tangentialen Stellung in die Radiärstellung übergegangen ist.

Ein ähnliches Verhalten ist auch bei der Maus bereits konstatiert worden, wie überhaupt zwischen den Richtungs- teilungen beider Tiere vielerlei Übereinstimmungen bestehen. Einer der Hauptunterschiede dagegen ist der, dass die erste Richtungsspindel der Ratte ungleich viel kleiner ist als die der Maus, dass sie ferner, wenigstens im ausgebildeten Monaster- stadium, viel oberflächlicher gelegen ist wie letztere, die in diesem Stadium oft noch nahezu im Eicentrum angetroffen wird und sich erst in der Metakinese der Eioberfläche nähert. Ferner sind die Spindelfasern bei der Ratte viel deutlicher, die Pole höchst selten auch nur annähernd geschlossen, während man bei der Maus ziemlich zarte Spindelfasern findet und oft geschlossene oder nahezu geschlossene Pole.

An keiner der beiden Spindeln, weder der der Maus, noch der der Ratte findet man Centrosomen, und dass die von den verschiedenen Autoren in der verschiedensten Weise be- schriebenen Bildungen an den Polen der ersten Richtungs- spindel der Maus keine Centrosomen sind, hat der eine von uns (16) schon in seiner letzten Veröffentlichung mit Recht vermutet. Dass man an den offenen Polen der ersten Rich- tungsspindel der Ratte überhaupt keine Centrosomen suchen wird, ist wohl von vornherein selbstverständlich.

Dagegen konnten wir in Übereinstimmung mit den Befunden von Rubaschkin (11) in einem Fall eines atretischen Fol-

likels deutliche Polstrahlungen an den Polen der ersten Richtungsspindel beobachten. Es scheint also mit Rücksicht auf die bei Rubaschkin (p. 351) angeführten Beobachtungen anderer Autoren das normalerweise zur Zeit der ersten Richtungsteilung bereits latente Centrosoma im Falle der Follikelatresie gelegentlich wieder aktiv hervortreten zu können. Zum Beispiel bildet auch van der Stricht (18) Taf. II, Fig. 18 an den Polen einer ersten Richtungsspindel aus atretischem Follikel Centrosomen und Andeutungen von Polstrahlung ab.

Die einzige Notiz über die erste Richtungsspindel der Ratte stammt von Coe (2). Er gibt lediglich an, dass die erste Richtungsspindel dieses Tieres genau das gleiche Verhalten zeigt wie die entsprechende Figur bei der Maus nach der Beschreibung von Kirkham (7, 8). Da die Befunde dieses Autors in bezug auf die erste Richtungsspindel der Maus mit denen des einen von uns (15, 16) bei der Maus ziemlich genau übereinstimmen, so dürfte diese Angabe zutreffend sein. Die einzige Differenz ist wohl die Centrosomenfrage.

Die eigentümlichen, an sog. lateinische Kreuze erinnernden Chromosomen des Monasterstadiums der ersten Richtungsspindel, wie sie der eine von uns in seiner letzten Veröffentlichung (15, 16) bereits für die Maus beschrieben hat, und die in ganz gleicher Form bei der Ratte zu finden sind, scheinen in genau derselben Gestalt bei der ersten Spermatocyteiteilung der Ratte vorzukommen, wie aus den Abbildungen von Duesberg (4) mit Sicherheit hervorgeht. Die gleichen Figuren bildet auch van der Stricht (18) in seiner letzten Veröffentlichung über das Fledermausei in den ersten Richtungsspindeln dieses Tieres ab¹⁾.

Duesberg sowohl wie van der Stricht halten sie für eine Art von Ringform und den Teilungsmodes für den

¹⁾ Über die übrigen Literaturangaben siehe Sobotta (16).

der heterotypischen Mitose bei *Salamandra* ähnlich, d. h. für eine Art Längsteilung.

Der eine von uns (16) hat bereits angegeben, dass das Bild der Querteilung, wie er sie früher beschrieben hatte, vielleicht nur ein scheinbares ist und in Wirklichkeit eine Art Längsteilung stattfindet. Das Schema, welches Duesberg (4) für die erste Spermatocyten- und Oocyten-Teilung der Ratte angibt, dürfte nach unserer Anschauung auch für die erste Oocyten-Teilung als zutreffend betrachtet werden.

Die Angaben von Rubaschkin (11) über die erste Richtungsspindel sind zu unvollständig, als dass sie hierüber Aufschluss geben könnten, noch dürftiger die von Lams und Doorme sowohl bei der Maus wie namentlich beim Meerschweinchen (siehe auch Sobotta [16]).

Die Übereinstimmung zwischen Spermatocyten- und Oocyten-Teilung der Ratte, die Übereinstimmung ferner zwischen der ersten Oocyten-Teilung der Ratte, Maus¹⁾ und Fledermaus ist also eine sehr vollständige.

Während Rubaschkin (11) beim Meerschweinchen und van der Stricht (18) bei der Fledermaus, insbesondere der letztere, sehr ausgesprochene seitliche Strahlungen (sog. gekreuzte Strahlungen) beschreiben und abbilden, konnten wir bei der Ratte ebensowenig wie bei der Maus derartige Bildungen finden. Bekanntlich sind sie auch bei den Richtungsspindeln anderer Tiere sehr häufig und bei verschiedenen Wirbeltieren (*Axolotl*-Fick, *Amphioxus*-Sobotta, *Forelle*-Behrens u. a.) beobachtet worden. Da, wie schon oben angegeben, die Mantelfasern bei der Ratte überhaupt schwach entwickelt sind, kann das Fehlen solcher Strahlungen nicht überraschen. Die

¹⁾ Siehe darüber Sobotta (16), wo alle Angaben bis auf die kurze seitdem erschienene Notiz von Long (9) berücksichtigt sind. Die ebenfalls später erschienene Arbeit von Anikiew (1) enthält keine Angaben über die erste Richtungsspindel.

Hauptmasse der Spindelfigur ist wie bei der Maus eine ausgesprochene Centralspindel. Gerlach (5) hat zwar Bedenken gegen eine solche bei der Maus geäußert, aber sie wird durch eine kurze Beobachtung von Anikiew (1) bestätigt, und auch van der Stricht (18) beschreibt bei der Fledermaus eine ausgesprochene Centralspindel.

Während das Monasterstadium der ersten Richtungsspindel relativ oft beobachtet wurde, verfügen wir über verhältnismässig geringes Material von der Metakinese und dem Dyaster. Es scheinen diese Stadien sehr rasch zu verlaufen, da wir trotz der grossen Zahl von Eierstockseiern nur bei den Eiern eines Tieres diese Figuren beobachtet haben. Leider sind sie zum Teil nicht besonders gut in der Konservierung gelungen. Fig. 9, Tafel 7/8 zeigt bei schwacher Vergrösserung (550) ein Dyasterstadium mit eben in Abschnürung begriffenem ersten Richtungskörper. Der Richtungskörper dieser Figur ist durch Quellung entschieden vergrössert, ebenso besteht ein künstlich sehr stark ausgedehnter perivitellärer Raum. Die Chromosomen sind ziemlich stark zusammengeballt, vielleicht künstlich etwas verklebt, und lassen ihre charakteristische Form auch bei starker Vergrösserung nicht mehr deutlich erkennen. Wir haben daher auf die Wiedergabe der Figur bei stärkerer Vergrösserung verzichtet. Dagegen ist in Fig. 10, Taf. 7/8 bei 1650facher Vergrösserung der eben abgeschnürte erste Richtungskörper oder die Polocyte 1. Ordnung eines nur wenig älteren Stadiums eines Eies desselben Tieres dargestellt, in dem die an den Resten der achromatischen Spindel sitzenden Chromosomen sehr deutliche Zweiergruppen (Dyaden) bilden. Man sieht auf das Deutlichste paarweise nebeneinander gereihte, ganz kurze Stäbchen, die oft mit einer dicht parallel daneben liegenden Nachbargruppe den Eindruck der bei Copepoden und anderen Tieren beobachteten typischen Vierergruppen machen.

Dies sind, wie wir im voraus gleich bemerken wollen, die

einzigsten Fälle, in denen wir mit Sicherheit den ersten Richtungskörper der Ratte beobachtet haben, denn an entleerten Eiern in der Tube haben wir ihn fast stets vermisst, und nur an einigen wenigen, nicht absolut klaren Fällen war er vielleicht noch nachweisbar.

van der Stricht (18) bildet in Tafel II, Fig. 23 die eine Hälfte einer Dyasterphase mit genau gleich gestellten Chromosomendyaden ab. Auch Gerlach (5) hat bei der Maus typische Dyaden im ersten Richtungskörper gefunden und abgebildet (Fig. 5), ebenso sprechen Kirkham (6, 7) und Long (9) von Dyaden im ersten Richtungskörper der Maus, eine Erscheinung, die jedoch nach den Beobachtungen des einen von uns (15) durchaus nicht immer sich zeigt. Im Gegenteil, in der Dyasterphase ist das entschieden die Ausnahme (s. a. Nr. 16, p. 250). Da wir unten bei der Besprechung des Monasterstadiums der zweiten Richtungsspindel auf die Frage der Tetraden und Dyaden zurückkommen, so bietet sich noch Gelegenheit, die Beobachtungen dieser Autoren bei der Maus mit den von uns bei der Ratte gefundenen Tatsachen zu vergleichen.

Das Dyaster- bzw. Dypiremstadium der ersten Richtungsspindel der Ratte zeigt noch insofern Übereinstimmungen mit dem der Maus, als deutliche „Centralspindelkörperchen“ beobachtet werden, wie sie zuerst der eine von uns bei dieser (14) beschrieben hat. Allerdings scheinen sie — soweit aus unseren, in dieser Hinsicht ja recht spärlichen Beobachtungen geschlossen werden kann — lange nicht in der starken Ausbildung aufzutreten wie bei der zweiten Richtungsteilung. Auch das würde mit den entsprechenden Beobachtungen bei der Maus übereinstimmen (s. a. u. S. 471).

Nach den wenigen von uns beobachteten Fällen zu schliessen, ist der erste Richtungskörper der Ratte eine ziemlich grosse, annähernd kugelige Zelle von etwa 17—18 μ Durch-

messer. Er enthält kurz nach der Abschnürung eine grössere Anzahl typischer Dyaden, deren Zahl wahrscheinlich 16 beträgt, ferner als Rest des peripheren Teiles der Spindelfigur die Hälfte der Verbindungsfäden mit den Centralspindelkörperchen. Übrigens bildet Duesberg (4) die gleichen Spindelreste von der Dyasterphase der ersten Spermatocytenteilung ab, vielleicht etwas deutlicher, als sie in den von uns beobachteten Fällen erschienen. Auch Rubaschkin (11) stellt an der Dyasterphase der ersten Richtungsspindel des Meerschweinchens die gleichen Centralspindelkörperchen dar.

Mit Rücksicht auf die sehr spärlichen Beobachtungen des ersten Richtungskörpers ist es fraglich, ob er stets die gleiche Grösse besitzt, zumal bei der Maus ziemlich starke Schwankungen in seiner Grösse durch den einen von uns (15, 16) konstatiert worden sind¹⁾. Letzteres vorausgesetzt aber wäre der erste Richtungskörper bei der Ratte sehr viel grösser als der zweite, der, wie wir unten sehen werden, selten mehr als 12 μ im Durchmesser misst.

Ob aus den dyadenförmigen Chromosomen des ersten Richtungskörpers der Ratte ein ruhender Kern hervorgehen kann, wie dies bei der Maus vorkommt, konnten wir nicht entscheiden, da wir, wie schon angegeben, diesen Richtungskörper später an den Tubeneiern so gut wie immer vermisst haben. An den wenigen zur Beobachtung gekommenen Ovarialeiern war das nicht der Fall. Es ist überhaupt, wie auch die Beobachtungen der Autoren bei anderen Säugetieren zeigen, selten, dass die Chromosomen des ersten Richtungskörpers einen vollkommen ruhenden Kern bilden. Auch bei der Maus scheint es eher die Ausnahme als die Regel zu sein.

1) Über die sehr verschiedenen Angaben der Nachuntersucher der Reifung des Eies der Maus in bezug auf die Grössenverhältnisse der Richtungskörper siehe Sobotta (16) S. 254.

Bezüglich der Herkunft der achromatischen Spindelfigur liess sich mit Sicherheit an unseren Präparaten eine Entscheidung nicht treffen. Es hat jedoch den Anschein, als ob sie sich bei der Auflösung des Keimbläschens und der dieser vorausgehenden Schrumpfung und Concentration des Linnengerüsts aus diesem und den achromatischen Kernbestandteilen überhaupt bilde.

Bevor wir die Beschreibung des Ovarialeies verlassen, möchten wir noch auf zwei Punkte aufmerksam machen. Das ist erstlich die Ooplasmastruktur und zweitens das Verhalten des Oolemma (Zona resp. Membrana pellucida).

Insbesondere van der Stricht (18) und seine Schüler Lams und Doorme (8) haben an den Eiern von Fledermaus und Meerschweinchen auf eigentümliche Strukturverhältnisse des Ooplasma hingewiesen. Das kleine Ei der Ratte, das nicht grösser ist als das der Maus (s. auch oben), ist ausserordentlich arm an Dotterelementen, und infolgedessen gegenüber anderen, viel grösseren Säugetiereiern fast rein protoplasmatisch. Die Eierstockseier unterscheiden sich in bezug auf die Ooplasmastruktur, wie der eine von uns (14, 15) dies auch schon in ähnlicher Weise für die Maus nachgewiesen hat, nicht unwesentlich von den in der Tube gefundenen, also aus den Graafschen Follikeln entleerten Eiern. Letztere zeigen eine viel gleichmässigere Protoplasmastruktur und das Ooplasma erscheint bei ihnen viel dichter und dunkler als bei den Eiern im Stadium der ersten Richtungsspindel. Bei letzteren kann man ziemlich typisch eine viel dichtere centrale Masse und einen schmalen peripheren Randsaum von dichterer Struktur unterscheiden. Dazwischen liegt eine Zone, in der das Ooplasma wesentlich heller erscheint, stellenweise fast wie vacuolisiert.

Anfangs findet man die Richtungsspindel, wie schon oben erwähnt, in dem dunkleren centralen Hofe, später rückt sie in die hellere Zone, um nach Eintritt in die Radiärstellung

mit dem einen Pol in der dunklen Randzone, mit dem anderen in der hellen Mittelzone oder an der Grenze dieser und der dunklen Centralzone zu liegen. Irgend eine polare Struktur-anordnung des Protoplasma zu beobachten war uns unmöglich. Dass eine solche an dem Ei der Maus vorkommen soll, wie Anikiew (1) behauptet und auch Låms und Doorme (8) zum Teil annehmen, geht uns auch aus den Abbildungen dieser Autoren nicht mit Sicherheit hervor. Bei geeigneter Differenzierung der Präparate erscheinen bei der Ratte sehr häufig dunkel gefärbte Mitochondrien in Form feiner Punkte oder Punktgruppen, in den dichteren Partien des Ooplasma reichlicher als in den hellen, in letzteren hauptsächlich an den Knotenpunkten zwischen den vacuolenartigen hellsten Stellen.

In einem einzigen Falle konnten wir etwas beobachten, was an die von van der Stricht (18) beim Fledermausei und anderen Säugetiereiern beobachtete Deutoplasmolyse erinnert. Es handelt sich um den Fall der Fig. 3, Tafel 7/8, ein Stadium der Prophase der ersten Richtungsteilung. Hier zeigten sich in dem anscheinend durch Schrumpfung vergrösserten perivitellären Raum zahlreiche dunkel färbbare Körnchen, die den im Ei befindlichen, wahrscheinlich als Mitochondrien zu deutenden gleichen Bildungen vollkommen ähnelten. Aber wie gesagt, es handelt sich hier um die einzige derartige Beobachtung¹⁾. Eigentliches Deutoplasma enthält das Ei der Ratte nur in ausserordentlich geringen Mengen, ähnlich wie das der Maus.

In ganz ähnlicher Weise ist das Verhalten des Oolemma an den Eierstocks- und Tubeneiern ein etwas verschiedenes.

Wie schon durch die Untersuchungen von Rubaschkin (11) festgestellt ist und wie andere Untersucher zum Teil unabhängig davon bestätigt haben, ist das Oolemma keine Bildung

¹⁾ Übrigens war es eines der wenigen Ovarialeier, an dem eine geschlossene centrale dichtere Protoplasmastruktur nicht zu beobachten war.

der Eizelle (Oocyte), sondern des Discus proligerus, was die Mehrzahl früherer Untersucher auch angenommen hatte.

An Ovarialeiern der Ratte erscheint das Oolemma stets als eine, gegen das Ei an Dichte und Färbbarkeit zunehmende, anscheinend besonders differenzierte Aussenschicht der cylindrischen, an das Ei angrenzenden Zelllage des Discus proligerus. Scharf gegen das Ei begrenzt und durch einen, wenn auch häufig künstlich entstandenen Spaltraum von ihm getrennt, geht die Oolemmastruktur andererseits ohne scharfe Grenze in das Protoplasma der Discuszellen über, denen es seinen Ursprung verdankt. Erst kurz vor dem Follikelsprung scheint diese Hülle des Eies sich gegenüber den Mutterzellen selbständig zu machen, indem eine dunkle Grenzkontur an der äusseren Fläche der Haut gegen die Discuszellen zu auftritt, wodurch sie die bei Tubeneiern immer zu beobachtende Unabhängigkeit von ihren Mutterzellen erhält (Fig. 9, Tafel 7/8; s. a. u. S. 466).

Nach Abstossung des ersten Richtungkörpers, dem letzten von uns im Eierstock beobachteten Stadium des Eies der Ratte, wird das Eierstocksei zur Oocyte zweiter Ordnung, um bekanntlich sofort in das Stadium der zweiten Oocyten- oder Richtungsteilung überzugehen.

Wie aus der Untersuchung der Ovulation bei der Maus und anderen Säugetieren (Meerschweinchen, Fledermaus) hervorgeht, wird das Ei im Monasterstadium der zweiten Richtungsteilung in die Tube entleert. Eine Ausnahme macht hier nur das Ei des Hundes, das nach den Angaben von Bischoff, die neuerdings van der Stricht (18) bestätigt hat, mit ruhendem Keimbläschen, also vor Beginn der ersten Oocyten- teilung aus dem Eierstock entleert wird.

Wie schon oben angegeben, haben wir das Monasterstadium der zweiten Oocyten- teilung im Eierstock der Ratte niemals beobachtet, dürfen aber ein solches als sicher existierend mit

Bestimmtheit annehmen, da die jüngsten gefundenen Tubeneier sich bereits in diesem Stadium befanden, und da bei der Ratte sicherlich ebenso wie bei fast allen anderen Säugetieren, Wirbeltieren und den meisten anderen Tieren zwischen der ersten und zweiten Oocyntenteilung ein Ruhestadium nicht vorkommt. Es muss sich also aus dem ältesten von uns beobachteten Stadium des Eierstockseies der Ratte (Dyaster- bzw. Dyspiremstadium der ersten Oocyntenteilung) unmittelbar die zweite Teilungsfigur entwickeln.

Um noch einmal zu wiederholen: Im Stadium des Dyspirem der ersten Richtungsteilung nach eben erfolgter Abschnürung des ersten Richtungkörpers finden sich sowohl in letzterem wie an dem centralen Ende des Restes der Spindelfigur je eine Gruppe von etwa 16 kurzen Stäbchen mit deutlichem Längsspalt (Dyaden). Der ganze Verlauf der ersten Oocyntenteilung der Ratte stimmt, wie schon oben gesagt, fast genau mit der ihr homologen ersten Spermatocyntenteilung überein, wie sich aus den neueren eingehenden Untersuchungen von Duesberg (4) erkennen lässt. Der einzige Unterschied, dass zwischen erster und zweiter Spermatocyntenteilung ein, wenn auch kurzes Ruhestadium eintritt, fällt dabei nicht wesentlich ins Gewicht. Es entspricht der Prozess der ersten Richtungsteilung der Ratte der Hauptsache nach dem gleichen Vorgange am Eierstocksei der Maus, unterscheidet sich aber von ihm durch Abweichungen in den Grössen- und Lagerungsverhältnissen der Spindel und durch die bei der Maus nur gelegentlich zu beobachtende Dyadenform der Chromosomen in der Dyaster- bzw. Dyspiremphase.

Aber auch bei anderen Säugetieren scheint der Ablauf der ersten Richtungsteilung in ganz ähnlicher Weise zu erfolgen, wie nach den eingehenden Untersuchungen van der Strichts (18) beim Fledermausei hervorgeht. Es ist im Verlaufe der obigen Darstellung mehrfach hervorgehoben worden,

dass zum Teil sehr weitgehende Übereinstimmungen zwischen der ersten Richtungsspindel der Ratte und der Fledermaus bestehen.

V. Das Verhalten des Eies im Eileiter bis zur vollendeten Bildung der Vorkerne.

Wie schon oben angegeben, liegen die aus jedem Eierstock gemeinsam entleerten Eier von mehr oder weniger starken Resten des Discus proligerus umgeben dicht nebeneinander in dem erweiterten Abschnitt der Eileiterampulle, wo sie entweder bereits eingedrungene Spermatozoen treffen oder auf solche warten. Die Eier befinden sich jetzt im Stadium des Monasters der zweiten Oocytenteilung, sind (ausser von den oben erwähnten Discusresten) von dem Oolemma umschlossen und enthalten merkwürdigerweise den ersten Richtungskörper, der schon im Eierstock abgeschnürt wurde, nicht mehr. Wir haben mit Sicherheit¹⁾ kein einziges Ei in diesem Stadium beobachtet, das einen abgestossenen Richtungskörper gezeigt hätte; es wäre aber trotzdem ganz falsch, wie die weiteren Entwicklungsstadien und die bei der Maus von dem einen von uns (15, 16) und Kirkham (6, 7) im Gegensatz zu Gerlach (5) beobachteten Erscheinungen lehren, annehmen zu wollen, dass die Richtungsspindel, die man an diesen Eileitereiern findet, etwa der ersten Richtungsteilung angehöre. Der im Eierstock zu beobachtenden ersten Richtungsspindel sieht diese Figur durchaus unähnlich und sie ist leicht von ihr zu unterscheiden.

Der ganze Verlauf der jetzt zu beschreibenden Prozesse

¹⁾ In zwei durch ungünstige Schnittrichtung und schlecht gelungene Konservierung schwer zu untersuchenden Fällen schienen zwei Richtungskörper vorhanden zu sein (Vorkernstadien).

lässt nur folgende Erklärung zu. Es handelt sich um die zweite Richtungsspindel und der erste Richtungskörper, der vermutlich wohl immer im Eierstock zur Bildung kommt, geht bei der Ratte immer oder fast immer verloren, ähnlich wie bei der Maus, nur noch viel konstanter, da bei der Maus in einem Viertel bis Fünftel der Fälle Tubeneier mit beiden Richtungskörpern gefunden werden, was unter mehreren hundert Eiern der Ratte uns höchstens zweimal begegnet ist, und auch da war das Vorhandensein des ersten Richtungskörpers sehr zweifelhaft (s. a. oben, S. 463, Anmerkung).

Zur Erklärung dieser eigentümlichen Erscheinung haben die verschiedenen Autoren, der eine von uns (15, 16), Gerlach (5), Kirkham (6, 7), Lams und Doorme (8) verschiedene Hypothesen aufgestellt. Abgesehen von Gerlach, der der einzige ist, welcher den fehlenden Richtungskörper für den zweiten hält, nehmen alle übrigen Forscher an, dass bei der Maus es der erste ist, der fehle. Die verschiedenen Ansichten der Autoren sind in der letzten Veröffentlichung des einen von uns (16) genau beschrieben und miteinander verglichen worden. Seine eigene Anschauung, dass die erste Richtungsteilung in den Fällen, in welchen der erste Richtungskörper fehle, nicht zu Ende geführt worden wäre, scheint bei ihrer Anwendung auf die Ratte auf Schwierigkeiten zu stossen. Denn wenn wir auch nur bei einem Tiere, aber bei fast sämtlichen Eiern dieses Tieres die Bildung des ersten Richtungskörpers im Eierstock beobachten konnten, und in den Tubeneiern dieser Richtungskörper stets fehlt, so wird man doch fast zu einer der Auffassung von Kirkham (6, 7) ähnlichen Ansicht gedrängt, dass auf irgend eine, bis jetzt noch unbekannte Art und Weise während der von uns nicht beobachteten Stadien, d. h. also während resp. kurz vor oder nach der Ovulation, der erste Richtungskörper schnell zugrunde geht. An eine einfache allmähliche Atrophie, wie sie Lams und Doorme (6, 7)

und neuerdings Long (9) annehmen¹⁾, wird man kaum denken können, man müsste sonst Reste von ihm an frisch entleerten Tubeneiern finden, was aber tatsächlich nicht der Fall ist, denn es handelt sich hier um einen Zeitintervall von vielleicht $\frac{1}{2}$ bis einer Stunde zwischen der Bildung des ersten Richtungskörpers im Ovarium und den frühesten von uns in der Tube beobachteten Stadien. Auch an eine nachträgliche Verschmelzung der bereits abgeschnürten Polocyte mit der Oocyte ist nicht gut zu denken. Die Möglichkeit, dass er, wie Kirkham (6, 7) annimmt (wirkliche Beobachtungen liegen nicht vor), durch die Zona pellucida hindurchschlüpft, wird man nicht ohne weiteres von der Hand weisen können, zumal wenn man bedenkt, dass man sich diese Haut durchaus nicht etwa als eine starre und undurchdringliche Membran vorstellen darf, da ja auch die Samenfäden sie ohne weiteres und ohne eine Lücke zu hinterlassen, durchsetzen. Immerhin muss die Frage noch ungeklärt bleiben, da wirkliche Beobachtungen nicht vorliegen. Jedenfalls aber geht der erste Richtungskörper seiner ganzen Totalität nach und innerhalb ganz kurzer Zeit verloren; Reste irgendwelcher Art, auch nicht etwa überzählige Chromatinbestandteile im Ei, die auf eine Verschmelzung mit dem Ooplasma hindeuten könnten, fehlten auch an den jüngsten der beobachteten Tubeneier stets.

Die frühesten von uns gefundenen Eileitereier zeigten folgendes Verhalten. Die Eizelle selbst, also die Oocyte zweiter Ordnung, ist durchschnittlich etwas kleiner als das Eierstocksei im Stadium der ersten Richtungsspindel (Oocyte erster Ordnung). Dass sein Volumen nach Abstossung des ziemlich grossen ersten Richtungskörpers abnehmen muss, ist selbstverständlich.

1) Es ist ein fundamentaler Irrtum von van der Stricht, wenn er angibt (18), der eine von uns (16) hätte sich zu der Anschauung von Lams und Doorme bekannt, dass der 1. Richtungskörper zwischen Zona pellucida und Ei atrophiere (Frage der Pseudorichtungskörper).

um so mehr, wenn dieser Körper verschwindet. Der Durchmesser der Tubeneier beträgt durchschnittlich nur 55–60 μ , gegenüber 60–65 μ des Eierstockseies¹⁾.

Das Ei wird von einer ziemlich dünnen, jetzt beiderseits (s. a. oben S. 461) scharf begrenzten Zona pellucida umgeben, deren Dicke relativ stark (zwischen 1,5 und 2 μ) schwankt. Sie zeigt eine verhältnismässig geringere Färbbarkeit mit Eisenhämatoxylin als die des Eies der Maus (bei letzterer wohl wegen Konservierung in Flemmingscher Lösung) und scheint vollkommen homogen zu sein. Nur selten sitzen ihrer Aussenfläche feine radiäre Fortsätze auf, die wohl den Grenzen der Discuszellen entsprechen, die hier früher aufgelagert waren.

Ausser dem Oolemma findet man, wie schon oben gesagt, eine grössere, aber ganz ausserordentlich wechselnde Anzahl von Discuszellen in der Umgebung der entleerten Eier. Obgleich diese dem Oolemma zum Teil dicht benachbart liegen, haben sie doch jetzt nicht mehr die gleichen, eng nachbarlichen Beziehungen zu der genannten Haut wie am Eierstocksei, überhaupt ist der Unterschied zwischen einer inneren, cylindrischen, dem Oolemma aufliegenden Schicht des Discus und äusseren rundlichen Zellen verloren gegangen. Die Zellen sind jetzt fast alle gleichmässig länglich rund mit grossen, kugeligen Kernen und liegen in sehr lockerem Verbande, in der Regel durch merkliche Zwischenräume voneinander getrennt und nirgends dem Oolemma dicht auf. Nicht selten enthalten sie noch im Eileiter Mitosen, wie das bei der Maus (Sobotta [16]) in gleicher Weise beobachtet worden ist. Es scheint also, dass nach Entleerung des Eies aus dem Eierstock eine allgemeine Entspannung innerhalb des Discus proligerus eintritt, die zu

¹⁾ Auch diese deutlich zu beobachtende Abnahme des Volumens der Oocyte 2. Ordnung spricht dafür, dass der erste Richtungkörper stets gebildet wird und dass seine Abstossung es ist, die die Verkleinerung der Oocyte bedingt.

einer Lockerung der gegenseitigen Lagerungsverhältnisse zwischen den Discuszellen einerseits und dem Ei bzw. dessen Oolemma andererseits sich bemerkbar macht. Ausserdem beobachtet man nicht selten sowohl zwischen den Discuszellen als auch in der Zona pellucida mit saueren Anilinfarbstoffen lebhaft sich färbende, meist rundliche Massen (Fig. 24, Taf. 9/10) und zwar gewöhnlich erst in den späteren Stadien der Befruchtung. Ob es sich hier um ein Eileitersecret oder um eine hyaline Degeneration von Discuszellen handelt, muss unentschieden bleiben.

Wie gesagt, enthalten die jüngsten Eileitereier das Monasterstadium der zweiten Richtungsspindel. Diese Figur ist von der ersten Richtungsspindel leicht zu unterscheiden, wie das bei der Maus und fast allen Säugetieren, bei denen die beiden Spindeln bekannt sind, in ähnlicher Weise der Fall ist. Allerdings sind die Unterschiede zwischen erster und zweiter Spindel bei der Ratte wesentlich andere als bei der Maus, wenigstens soweit es die achromatische Spindelfigur und die ganze Gestaltung der Teilungsfigur angeht; die Verhältnisse der Chromosomen sind dagegen ausserordentlich ähnliche, wenn auch nicht vollkommen gleiche.

Während die zweite Richtungsspindel bei der Maus sehr viel kleiner und besonders sehr viel kürzer ist, aber auch schmaler wie die auffällig grosse erste Spindel dieses Tieres, ist bei der Ratte die zweite Richtungsspindel zwar ebenfalls schmaler, aber ungleich viel länger als die erste. Ihre Länge beträgt $27\ \mu$ gegenüber $15\ \mu$ bei der ersten. Sie erstreckt sich daher auch über einen beträchtlichen Teil des Eidurchmessers, d. h. nahezu die Hälfte desselben. Dabei ist sie etwas schmaler wie die nur etwa halb so lange erste Spindel, auch liegt sie von Anfang an oberflächlicher wie diese, wenn auch durchaus nicht immer so absolut oberflächlich wie die kurze zweite Richtungsspindel der Maus. Die Spindelfasern treten mit einer

ganz ausserordentlichen Deutlichkeit hervor. Schon bei der Maus hat der eine von uns (16) beschrieben, dass die zweite Richtungsspindel von viel stärkeren und deutlicheren achromatischen Fasern gebildet wird wie die erste. Das gleiche ist nun bei der Ratte der Fall. Da aber bei diesem Tier die erste Richtungsspindel bereits sehr viel kräftigere Fasern besitzt als die entsprechende der Maus, so ergibt sich daraus, dass die zweite Richtungsspindel aus in der Tat ganz auffallend starken und starren Fasern gebildet wird, die namentlich bei nicht allzustarker Differenzierung der Eisenhämatoxylinpräparate in Gestalt von fast telegraphendrahtähnlichen Fäden erscheinen. Die ganze Figur ist daher schon bei schwacher Vergrösserung leicht und bequem als eine schmale, lange, einen grossen Teil des Eidurchmessers durchsetzende Spindel auf den ersten Blick erkennbar und noch ausserordentlich viel auffälliger als die entsprechende Bildung der Maus. Dabei ist die Spindel oft nicht gerade, sondern namentlich gegen das Ende hin gebogen (Taf. 9/10, Fig. 13, 13 a).

An den meist wenig geschlossenen Polen, an denen die Fasern oft sogar fast parallel auslaufen, sind je nach dem Grade der Differenzierung mehr oder weniger stark gefärbte Körnchen in verschiedener Grösse und in einer Ausdehnung bemerkbar, wie sie nicht annähernd so stark an den Polen der ersten Spindel beobachtet werden.

Obwohl die am Äquator verteilten Chromosomen so dicht aneinander liegen, dass sie fast die ganze achromatische Spindel zudecken, so lassen sich doch oft am Rande der Figur Fasern nachweisen, die als dicke dunkle Stränge von Pol zu Pol ununterbrochen hindurchlaufen, so dass die Existenz einer Centralspindel auch hier ausser allem Zweifel steht.

Die Chromosomen selbst bilden einen dichten, dunklen Kranz genau am Äquator der Spindel. Gegen die Pole versprengte Chromosomen, wie sie bei der ersten Richtungsspindel

vorkommen, wurden hier nirgends beobachtet. Diese enge Aneinanderlagerung der chromatischen Elemente der Figur ist einem genauen Studium ihrer Form oft sehr hinderlich. Trotzdem lässt sich mit Sicherheit erkennen, dass eine ziemlich erhebliche Anzahl von paarweise übereinander gelagerten, fast kugeligen chromatischen Bestandteilen den Äquator der zweiten Richtungsspindel der Ratte zusammensetzt. Eine Zählung stösst bei der engen Lagerung an dem schmalen Spindeläquator auf die grössten Schwierigkeiten. In einigen Fällen wurden mit annähernder Sicherheit 16 solcher paarweise aneinander gelagerter Kügelchen gezählt, während ihre Zahl in anderen Fällen auffallend viel geringer erschien. Einige Male konnten kaum mehr als 8 Paare nachgewiesen werden, wobei allerdings in dem einen Fall die Form der paarweise angeordneten Kugeln nicht ganz klar hervortrat (s. a. u. S. 471).

Bedenkt man, dass die Chromosomen dieser zweiten Richtungsspindel aus dem centralen Ende der oben beschriebenen ersten Richtungsspindel hervorgegangen sind, dessen Chromosomen deutliche Dyaden (kurze Stäbchen mit Längsspalt) bildeten, so ist keine andere Schlussfolgerung möglich als die, dass die paarweise übereinandergelagerten kugeligen Chromosomen des Monasters der zweiten Richtungsspindel diesen Dyaden entsprechen. Der Längsspalt hat sich jetzt quer zur Achse der Spindel gelegt und die Gestalt der kurz stäbchenförmigen Chromosomen ist in eine abgerundete, nahezu kugelige übergegangen.

Damit wäre auch diese zweite Teilung trotz des äusserlichen Anscheins einer Querteilung als eine Längsteilung aufzufassen, und zwar als eine vollständige oder homoiotypische, d. h. als eine solche ohne Ringbildung der Chromosomen.

Diese Beobachtung entspricht vollkommen den Beschreibungen, die Duesberg (4) von der zweiten Spermatocyten- teilung der Ratte gibt, so dass also beide Teilungen, erste

Oocyten- und erste Spermatocytenteilung einerseits und zweite Oocyten- und zweite Spermatocytenteilung andererseits einander ausserordentlich ähnlich sind. Der wesentliche Unterschied wäre, abgesehen von der auffällig schmalen und langen Form der Spindelfigur der zweiten Richtungsteilung, das Fehlen des Centrosoma bei den Oocytenteilungen, die bei der Spermatocytenteilung selbstverständlicherweise vorhanden sind. Die Spindeln der letzteren zeigen infolgedessen auch vollkommen geschlossene Pole im Gegensatz zu denen der Richtungsspindeln, die mehr oder weniger weit offen erscheinen.

Bevor wir den Vergleich mit der zweiten Richtungsspindel der Maus und der anderer Säugetiere, soweit sie beobachtet sind, aufnehmen, wollen wir kurz die späteren Stadien des Teilungsvorganges in den Kreis unserer Betrachtungen ziehen.

Genau wie bei der Maus und bei allen bisher untersuchten Säugetieren erfolgt im Stadium der zweiten Richtungsspindel die Besamung der Eileitereier und erst nach erfolgter Besamung tritt das Ei in die Dyasterphase ein. Unterbleibt die Besamung, so unterbleibt auch die Abstossung des zweiten Richtungskörpers¹⁾.

Ganz ähnlich wie bei der ersten Richtungsspindel dauert das Monasterstadium der zweiten Spindel verhältnismässig lange und wird daher relativ am häufigsten von allen Stadien beobachtet. Die Drehung der Spindel scheint oft erst im Stadium der Metakinese zu erfolgen, wie der in Fig. 14 abgebildete Fall zeigt. Es ist eines der wenigen Präparate dieses Stadiums, das wir bei der Ratte gefunden haben. Das Ei ist natürlicherweise bereits besamt. Die Spindelfigur befindet sich im Stadium

¹⁾ Dann zeigt aber das Ei der Ratte ein verschiedenes Verhalten von dem der Maus, nämlich eine hochgradige Neigung zur Fragmentierung, die in gleicher Weise auch bei Eierstockseiern beobachtet wird und direkt das Aussehen einer echten Furchung vortäuscht. Bei der Maus konnte ich solche Fragmentierungen nie beobachten.

des Dyaster und erscheint gegenüber dem Monasterstadium verhältnismässig breit und kurz. An den langen, eine deutliche Tonnenfigur bildenden Verbindungsfäden sind ausgesprochene, aber jetzt noch nicht besonders intensiv färbbare Verdickungen bemerkbar (Centralspindelkörperchen). Die Figur entstammt einem ziemlich stark differenzierten Präparat und die an den Polen der Spindel auch in späteren Stadien zu beobachtenden färbbaren Körnchen (Mitochondrien, s. o.) sind hier wohl fast ganz entfärbt. Das Ei zeigt noch keine Hervorwölbung, die dem zweiten Richtungskörper entspräche.

Die folgenden Stadien der zweiten Richtungsspindel, die zur Beobachtung kamen, zeigen Figg. 15—16. Der zweite Richtungskörper oder die Polocyte zweiter Ordnung hat sich als deutliche Protoplasmakuppe an der Eioberfläche erhoben und ist in Abschnürung begriffen. Die Spindelfigur erscheint wieder auffallend lang und enthält ziemlich intensiv färbbare, starke Verdickungen in der Mitte der Länge der Verbindungsfäden, die eine ausgesprochene Spindelplatte bilden und schon bei relativ schwacher Vergrösserung sehr gut zu sehen sind. Dass diese Platte bald in den Bereich des Richtungskörpers, bald in den der befruchtungsfähigen Eizelle (Oide) fallen kann, zeigt der Vergleich der Fig. 15 bzw. 15 a und der Fig. 16.

Die Pole der Spindelfigur werden im Stadium der Metakinese, also des Dyaster bzw. Dyspirem, von einer grossen Anzahl kugeliger oder fast kugeliger Chromosomen gebildet, die als Monaden erscheinen und deren Zahl auffällig schwanken kann. So enthält das centrale Ende der Spindelfigur der Abbildung 15 a anscheinend nur etwa 8 Chromosomen, während in anderen Fällen sicher mehr als 10 oder 12 gefunden wurden. Allerdings ist die Zählung wegen der dichten Aneinanderlagerung recht schwierig und oft unmöglich. Auch kommen gegen Ende der Dyspiremphase Verklumpungen und wohl auch direkt Verschmelzungen von Chromosomen vor, wodurch die Zahl anscheinend kleiner wird (s. a. u. S. 476).

Die Chromosomen sind ganz beträchtlich kleiner als die auch nahezu kugeligen Chromosomen der Prophase der ersten Richtungsteilung. Sehr häufig ist an der Stelle der späteren Abschnürung des Richtungskörpers die Spindelfigur mehr oder weniger stark winkelig geknickt. In der Umgebung der Chromosomen liegen oft dichtgedrängte färbbare Körnchen oder Körnchenhaufen.

Der abgeschnürte zweite Richtungskörper oder die Polocyte zweiter Ordnung scheint, ähnlich wie der von uns nur ganz selten beobachtete erste niemals einen ruhenden Kern zu bilden, wie das im Gegensatz dazu bei der Maus häufig der Fall ist. Er wird konstant zwischen Ei und Oolemma während der Befruchtungs- und Furchungsstadien gefunden, und zwar, wie oben schon angegeben, fast stets allein, ohne den ersten. Seine Grösse ist anscheinend geringer als die des ersten, falls nicht individuelle Verschiedenheiten vorkommen, da wir den ersten Richtungskörper ja nur ganz ausnahmsweise zu beobachten Gelegenheit hatten. Ersterer misst 18, letzterer 12 im Mittel (s. o.). Er ist in der Regel ziemlich stark abgeplattet, also ellipsoidisch gestaltet, und enthält eine grössere Anzahl chromatischer Klumpen von wechselnder Grösse und Form innerhalb einer Protoplasamasse, die die gleichen Bestandteile aufweist wie seine Schwesterzelle, das befruchtungsfähige Ei. Nicht selten sind, namentlich in den frühen Stadien seiner Bildung, Spindelreste zu sehen.

Die Untersuchungen der zweiten Richtungsteilung bei der Ratte auf Grund unserer Präparate haben eine Reihe von Tatsachen ergeben, die instande sind, die bei der Maus gemachten Befunde in mehrfacher Hinsicht zu ergänzen.

Man kann sich wohl kaum eine schönere und elegantere Spindelfigur denken, als die prächtige zweite Richtungsspindel der Ratte. Ihre gewaltige Länge, die starren, dicken Spindelfasern sind so charakteristisch, dass die Figur bereits bei der

Betrachtung mit verhältnismässig schwachen Vergrösserungen sofort in die Augen fällt. Durchsetzt sie ja doch annähernd die Hälfte des ganzen Eidurchmessers und tritt sie mit einer geradezu ungewöhnlichen Schärfe aus dem Ooplasma heraus.

Vor allem lassen sich aus der Beobachtung bei der Ratte Rückschlüsse auf den Teilungsmodus der Chromosomen der zweiten Spindel auch bei der Maus machen, der beim Ei der letzteren noch unklar geblieben war.

Nach den übereinstimmenden Untersuchungen von Sobotta (14, 15) und Gerlach (5) sind die Chromosomen der zweiten Richtungsspindel der Maus anfangs kurze, in der Mitte verdickte Stäbchen, die sich anscheinend der Quere nach in zwei kugelige oder fast kugelige Hälften teilen. Die Untersuchungen von Lams und Doorme (5) bezw. die Darstellung der Beobachtungen dieser Autoren ist in der fraglichen Hinsicht nicht ganz klar, und dass die ganz abweichenden Angaben von Kirkham ([6, 7] Schleifenform der Chromosomen) dem einen von uns absolut unverständlich sind, ist schon an anderem Orte (16) betont worden. Long (9) spricht in seiner kurzen Mitteilung von Dyaden. Indes das Monasterstadium der Maus zeigt vor Beginn der scheinbaren Querteilung an dem sehr reichhaltigen Material des einen von uns nie Dyaden, sondern stets ungeteilte Stäbchen, also scheinbare Monaden.

Man musste nach dem objektiven Befunde bei der Maus an eine Querteilung denken. Der eine von uns (16) hat aber bereits früher darauf aufmerksam gemacht, dass es unmöglich ist, an den fertigen Richtungsspindeln zu entscheiden, ob Quer- oder Längsteilung vorliegt, solange man nicht das Verhalten der Chromosomen aus früheren Stadien der Eireifung kennt (Synapsis und Conjugation).

Da bei der Ratte die Chromosomen im Dyspiremstadium der ersten Richtungsspindel einen deutlichen Längsspalt erkennen lassen (s. o.) und da sie im Äquator der zweiten Rich-

tungsspindel in Gestalt von paarweise gegenüberliegenden Kugeln erscheinen, so muss, wie Duesberg (4) auch für die entsprechende Spermatocyteneteilung annimmt, eine Längsteilung vorliegen, wobei der Längsspalt sich in der zweiten Richtungsteilung um 90° dreht, eine Erscheinung, die bei den Reifungsvorgängen anderer tierischer Eier sehr oft zu beobachten ist. An den Chromosomen der zweiten Richtungsspindel der Maus ist dieser Längsspalt anscheinend verloren gegangen oder wenigstens in der Regel nicht erkennbar. Allerdings beschreiben Gerlach (5) und Kirkham (6, 7) Dyaden im abgeschnürten ersten Richtungskörper und an einer Dyasterphase der ersten Richtungsspindel hat auch der eine von uns einige längsgespaltene Chromosomen an dem einen Pol beobachten können. Wenn auch Long (9) von Dyaden hier spricht, so ist das Vorhandensein solcher anscheinend doch die Ausnahme, nicht die Regel.

Demnach wäre, wie zu erwarten, ein wirklicher, prinzipieller Unterschied in dem Verhalten der Chromosomen der zweiten Richtungsspindel bei Maus und Ratte nicht vorhanden, nur sind die Bilder, die man bei der Maus erhält, wegen des anscheinend verkappten Längsspalt es viel weniger klar als bei der Ratte. Letztere stimmen ziemlich genau mit dem überein, was van der Stricht (18) bei der Fledermaus neuerdings beschrieben hat. Auch er hält die Teilung für eine Längsteilung. Bei anderen Säugetieren sind entsprechende Beobachtungen nicht zu verzeichnen, auch nicht beim Meerschweinchen, wo in dieser Hinsicht die Untersuchungen sowohl von Rubaschkin (11) als die von Lams und Doorme (8) nicht eingehend genug sind.

Es handelt sich also bei beiden Richtungsteilungen der Ratte um Längsteilungen, und wenn man berücksichtigt, dass v. Winiwarter früher beim Kaninchen und Menschen (19) und jetzt bei der Katze (20) bei der Untersuchung der früheren

Stadien der Eireifung eine parallele Conjugation der Chromosomen nachweisen konnte, und dass neuerdings trotz der prinzipiellen Ablehnung, die die Parallelconjugation von mancher Seite erfahren hat, sich die Beobachtungen häufen, die ausser dem Ehepaar Schreiner (13) eine parallele Conjugation der Chromosomen bestätigen (cf. Schwalbe, Jahresbericht für 1909, Abteilung Eireifung und Befruchtung), so würde die zweimalige Längsteilung der Chromosomen der Richtungsspindel der Ratte so zu erklären sein, dass es sich um eine Pseudoreduktion in Gestalt von Vierergruppen oder Tetraden bei den Chromosomen der ersten Spindel handelt, um Zweiergruppen oder Dyaden bei der zweiten Spindel. Die eine Richtungsteilung, wahrscheinlich die erste mit dem heterotypischen Charakter des Teilungsvorganges, würde dann als die Reduktionsteilung, die zweite als eine Äquationsteilung aufzufassen sein.

Eine merkwürdige Erscheinung liegt in der Tatsache, dass die Zahl der Chromosomen der zweiten Richtungsspindel so ausserordentlich verschieden gross sein kann. Dieser Unterschied der Zahl lässt sich nicht etwa auf eine Vermehrung bei der Teilung zurückführen, d. h. dass man das eine Mal die noch ungeteilten, das andere Mal die bereits geteilten Chromosomen zählt. Denn durch die oben mitgeteilte Tatsache, dass die Teilung der Chromosomen bereits im Dyasterstadium der ersten Spindel auftritt, kommen ungeteilte Chromosomen bei der zweiten Spindel der Ratte gar nicht zur Beobachtung. Man kann sich hier höchstens denken, dass es zwei Varietäten mit verschiedener Chromosomenzahl gäbe, ähnlich wie das auch bei anderen Tieren beschrieben worden ist, z. B. *Ascaris megalocephala bivalens* mit der Normalzahl 4 und *univalens* mit der Normalzahl von 2 Chromosomen. Der Umstand, dass gelegentlich nur 8 Chromosomen zu zählen waren, während in anderen Fällen bestimmt mehr als 12 gezählt wurden, lässt an die

Möglichkeit denken, dass die Angaben von Moore (10) von 8 Chromosomen bei der Spermatogenese sich auf eine Varietät mit halber Chromosomenzahl beziehen, während in der Regel 16 wie bei der Maus vorhanden sind. Die Normalzahl betrüge demnach 32. Vielleicht handelt es sich um einen Unterschied in der Zahl der Chromosomen von *Mus decumanus* und *Mus rattus*. Vielleicht kommt letztere, sonst wohl so gut wie ausgestorbene Species als zahme, weisse Varietät (Albino) noch gelegentlich vor¹⁾.

Immerhin möchten wir diese Annahme als durchaus hypothetisch hinstellen angesichts der sehr schwierigen Zählung der Chromosomen der zweiten Spindel. Aber der centrale Pol der in Fig. 15 a, Taf. 9/10 abgebildeten Dyasterphase der zweiten Richtungsspindel enthält sicher nicht mehr als 8 Chromosomen, während es allerdings den Anschein hat, als ob die Zahl der etwas verklumpten Chromosomen des anderen im Richtungskörper gelegenen Poles grösser sei als 8. Das kann allerdings darauf hindeuten, dass am centralen Pol bereits die auch unten (S. 483) beschriebene Verschmelzung der Chromosomen vor Bildung des weiblichen Vorkerns im Gange war.

An den im Eileiter enthaltenen Eiern findet man nun konstant eine Struktur des Ooplasma, die von der des Stadiums der ersten Richtungsspindel deutlich abweicht. Während im Ovarialei eine besonders dichte Anordnung im Centrum des Eies und ausserdem eine dichtere Struktur in der äussersten peripheren Schicht des Ooplasma beobachtet werden konnte, die durch eine mehr vacuolisierte intermediäre Zone getrennt werden, zeigt das Eileiterei eine gleichmässiger Ooplasmastruktur, d. h. es wechseln kleine, mehr vacuolisiert aussehende Abschnitte mit dichtgefügiem Protoplasma ziemlich regelmässig ab. Ebenso verhält es sich mit den als Mitochondrien auf-

¹⁾ Unter den von uns gehaltenen Tieren waren mehrere Weibchen von auffällig geringerer Grösse (vielleicht *Mus rattus*?)

zufassenden färbbaren Körnchen und Körnchenhaufen, die, abgesehen von einer stärkeren Anhäufung an den Polen der zweiten Richtungsspindel, ziemlich gleichmässig im Ei verteilt sind und damit zum Teil in den zweiten Richtungskörper übertreten. Diese Struktur behält das Ooplasma auch in dem Stadium der Vorkerne, und irgend eine polare Anordnung oder gar ein Wechsel in der Polarität, wie ihn van der Stricht (18) und vorher zum Teil auch Lams und Doorme (8) bei der Fledermaus bezw. beim Meerschweinchen beschrieben haben, existiert bei der Ratte nicht.

Wir kommen nunmehr zur Frage des Eintrittes des Spermatozoon in das Ei der Ratte.

Da wir ziemlich viele Eier (weit über 100) im Stadium der zweiten Richtungsspindel beobachtet haben und nur drei Tiere unbegattet waren, so verfügen wir über ein verhältnismässig reiches Material, das den Eintritt des Spermatozoon in das Ei erkennen lässt, sowie die ersten Umbildungen, die der eingetretene Samenfaden im Ei durchmacht.

Wie schon oben mitgeteilt, finden sich verhältnismässig wenig Spermatozoen in der Tube der Ratte, und auch zur Zeit, wo die Eier besamt werden, ist deren Zahl nicht gross, wenn auch wohl mehrfach so gross als die der anwesenden Eier. So findet man in der Umgebung der letzteren zwischen den Discuszellen nicht allzu selten die Spermatozoen, jedenfalls wesentlich häufiger bei der Ratte als bei der Maus.

Bei dieser Gelegenheit möchten wir erwähnen, dass die Zahl der das Ei umgebenden Discuszellen eine sehr wechselnde ist zu der Zeit, in der die Besamung erfolgt. Mitunter findet man im Vorkernstadium noch geschlossene Haufen von Discuszellen um die Eier herumgelegt, während man in der Umgebung von Eiern, die anscheinend eben erst besamt sind, oft nur spärliche Zellen liegen. Es beruht dieser Unterschied wohl darauf, dass die Zahl der mit dem Ei entleerten Discus-

zellen an und für sich eine sehr variable sein kann (s. o.), andererseits darauf, dass verschieden lange Zeit vergehen kann, bis die in den Eileiter entleerten Eier von den Samenfäden getroffen und befruchtet werden. Infolgedessen kann unter Umständen bereits vor der Besamung eine erhebliche Auflockerung der Discuszellen erfolgen.

Das Eindringen der Samenfäden in die Eier und die Durchbohrung der Membrana pellucida erfolgt wahrscheinlich sehr rasch. Wir haben trotz unseres reichlichen Materials keinen einzigen Fall zu sehen Gelegenheit gehabt, in welchem der Kopf des Samenfadens noch in der Membrana pellucida selbst gefunden wurde, wohl aber zahlreiche Präparate, in denen er diese Haut gerade durchbohrt hatte und eben ins Ooplasma eingetreten war, und auch solche, in denen er noch zwischen diesem und dem Oolemma zu liegen schien¹⁾.

Es ist sicher, dass sofort entweder ausser dem Kopf der ganze Schwanzfaden oder wenigstens das bei der Ratte sehr lange Verbindungsstück in das Ooplasma selbst eindringt, während der eigentliche Schwanzfaden mehrfach ganz oder teilweise noch im Zwischenraum zwischen Ei und Oolemma oder in den oberflächlichen Schichten des Ooplasma gefunden wurde zu einer Zeit, wo Kopf und Verbindungsstück längst tief ins Ooplasma eingedrungen waren und deutliche Veränderungen erkennen liessen.

Der Samenfaden scheint in der Regel senkrecht zur Oberfläche des Eies die Zona pellucida zu durchsetzen und dann sofort mit dem Verbindungsstück in das Ooplasma einzutreten, während er den Schwanzfaden allmählich nachzieht. Nur ausnahmsweise macht es den Eindruck, als ob die Durchbohrung des Oolemma in sehr schräger Richtung erfolgt wäre, so dass man den Kopf und einen grossen Teil vom Verbindungsstück

¹⁾ Dieses waren jedoch lediglich Fälle von Polyspermie; es handelte sich um überzählige Spermatozoen.

oder dieses und Schwanzfaden eine Zeitlang zwischen Oberfläche des Eies und Oolemma findet¹⁾. Oft liegt der Samenfadenschwanz ganz dicht unter letzterem in den oberflächlichsten Schichten des Ooplasma und täuscht dann leicht eine Lagerung zwischen Ei und Oolemma vor. In einer Reihe von Fällen konnte jedoch mit Sicherheit festgestellt werden, dass wenigstens ein Teil des Schwanzfadens ausserhalb des Eies lag.

An geeigneten Präparaten ist es uns mehrfach gelungen, am hinteren Ende des Spermakopfes eine ausgesprochene Strahlung zu beobachten. Diese ging von einem doppelten, dunkel färbbaren Körnchen, dem Doppelcentrosoma oder Diplosoma des Spermatozoon aus. In anderen Fällen wurde die Strahlung vermisst, aber das Centrosoma gefunden. Letzteres tritt aber immer erst kurze Zeit nach dem Eintritt des Spermatozoon ins Ei hervor, wenn der Spermakopf sich zu drehen beginnt und sich dabei vom Verbindungsstück trennt²⁾.

Sehr eigentümlich verhält sich nun der in das Ei eindringende übrige Abschnitt des Spermatozoon. Während der Kopf seine Form ungefähr bewahrt, aber deutlich dicker wird und im Ooplasma aufzuquellen scheint, verändert sich der übrige Teil des Samenfadens nach dem Eintritt in das Ei nicht unwesentlich.

Es haben in letzter Zeit verschiedene Untersucher den in das Säugetierei eingedrungenen Schwanzfaden des Spermatozoon beobachtet und insbesondere auch die Tatsache festgestellt, dass dieser nach seinem Eintritt erheblich an Färbbarkeit zunimmt. Letzteres betonen insbesondere Lams und Doorme (8) für das Ei der Maus. Die gleiche Wahrnehmung gelang auch uns. Der mit Eisenhämatoxylin während seines

1) Siehe Anmerkung auf Seite 478.

2) Die Ursache, dass das Spermacentrosom unmittelbar nach dem Eintritt des Spermakopfes in Ooplasma nicht gefunden werden kann, ist wohl die, dass der stark färbbare Kopf das dicht hinter ihm gelegene Centrosom verdeckt.

Aufenthaltes im Lumen der Tube nur schwach färbbare Schwanzfaden des Spermatozoon, der die gleiche Eigenschaft auch während des Eintrittes in das Ei in der Regel noch zeigt, nimmt bald nach dem Eindringen in das Ooplasma an Tinktionsfähigkeit sehr erheblich zu. Die meisten Beobachter dieser Tatsache erwähnen sie ohne weiteren Kommentar.

Wir fanden in fast allen Stadien der beginnenden oder vollendeten Vorkernbildung in der Nähe des einen Vorkernes einen längeren, oft stark gekrümmten, mit Eisenhämatoxylin intensiv dunkel gefärbten Faden, wie ihn auch Rubaschkin (11) beim Meerschweinchen beschrieben hat und wie ihn neuere Untersucher auch bei der Maus geschildert haben¹⁾,

Der Umstand, dass aus dem eingetretenen Spermatozoonschwanz ein so stark färbbarer Faden sich entwickelt, scheint doch einer besonderen Erklärung bedürftig, und wir glauben nicht fehl zu gehen, wenn wir annehmen, dass es sich hier um das bei der Ratte sehr lange Verbindungsstück und nicht um den eigentlichen Schwanzfaden handelt, welches diese starke Tinktionsfähigkeit annimmt, zumal man an geeigneten Präparaten, wie dem der Figur 19 und 19 a deutlich den Spiralfaden als Grundlage der starken Färbbarkeit nachweisen konnte. In anderen Fällen, namentlich im Zustand der ausgebildeten Vorkerne, gelingt das nicht mehr. Es erscheint dann ein gleichmäßig dunkel gefärbter Faden.

Nach den Untersuchungen von Duesberg (4) geht ja der Spiralfaden des Verbindungsstückes aus den Mitochondrien der Spermatide hervor und es liegt nahe anzunehmen, dass der dunkel gefärbte Faden, wenn er als einheitliches Strukturbild erscheint, d. h. der Spiralfaden als solcher nicht mehr erkennbar ist, ein aus diesen Mitochondrien hervorgegangener

¹⁾ Der erste, der den Samenfadenschwanz im Ei des Säugetieres nachgewiesen hat, ist wohl im Jahre 1902 van der Stricht (17) gewesen.

Chondriokont ist, während die übrigen Teile des Schwanzfadens sich im Ooplasma auflösen.

Dass die männliche Geschlechtszelle Mitochondrien bei der Befruchtung in das Ei hineinführt, ist in neuerer Zeit von verschiedenen Autoren beschrieben worden. Übrigens gelingt es an geeigneten Präparaten auch, wie aus den Beschreibungen und Abbildungen verschiedener Untersucher ebenfalls ersichtlich ist, in gewissen Stadien ausser diesem intensiv färbbaren Faden noch einen weniger färbbaren Abschnitt, den eigentlichen Schwanzfaden, zu beobachten, der allerdings im späteren Vorkernstadium nicht mehr wahrzunehmen ist (s. u.).

Dass der dunkel gefärbte Abschnitt des Spermatozoon bei der Ratte auf den ersten Blick rein fadenförmig erscheint, beruht wohl auf der ausserordentlichen Länge, die das Verbindungsstück des Samenfadens bei diesem Tiere kennzeichnet. Immerhin scheint auch der eigentliche Schwanzfaden nach dem Eindringen in das Ooplasma an Färbbarkeit etwas zuzunehmen, um sich aber dann aufzulösen. Denn man findet im ausgebildeten Vorkernstadium nur einen verhältnismässig kurzen, aber trotzdem noch recht langen, tiefdunkel gefärbten Faden in der Nähe des männlichen Vorkernes, wohl den aus dem Verbindungsstück hervorgegangenen Chondriokonten. Über sein Schicksal vermögen wir nichts Bestimmtes anzugeben. Er ist in fast stets gleicher Form und Färbbarkeit bis in das spätere Vorkernstadium hinein zu verfolgen, scheint sich aber dann in irgend einer Weise aufzulösen, vielleicht zerfällt er wieder in unmerklicher Weise in Mitochondrien, die sich mit denen des Ooplasma mischen und sich dann der Beobachtung gewissermassen entziehen.

Die Drehung des Spermakopfes nach seinem Eintritt in das Ei, so dass das an seinem hinteren Ende gelegene Diplosoma dem Eiinnern zugekehrt wird, entspricht dem auch bei anderen Säugetieren nachgewiesenen und wohl allgemein

gültigen Verhalten, wenn die Erscheinung der Drehung auch keine so eklatante ist wie bei anderen Objekten und anscheinend ganz allmählich vor sich geht, während der Spermakopf sich bereits in den männlichen Vorkern umzubilden beginnt¹⁾.

Das Eindringen des Samenfadens kann an jeder beliebigen Stelle der Eioberfläche erfolgen, oft sogar in unmittelbarer Nähe des (zweiten) Richtungskörpers. Auffällig häufig, ganz im Gegensatz zu dem Verhalten bei der Maus, wurden mehrere Spermatozoen im Ei gefunden, insbesondere öfters ein solches, das im Eindringen begriffen war oder noch teilweise zwischen Ei und Oolemma gelegen war (s. a. oben, S. 479), während ein anderes bereits im Ooplasma sich befand und die oben beschriebenen ersten Umbildungserscheinungen erkennen liess.

So können sehr auffällige Bilder entstehen, wenn die ungewein langen Spermaschwänze während des Eintrittes weiterer Samenfäden an der Oberfläche des Eies zwischen dieser und dem Oolemma gelegen sind. Sie umfassen dann einen beträchtlichen Teil der Eiperipherie in langen Windungen. Ganz ähnliche Beobachtungen enthält die kurze Notiz von Coe (2). Bei normaler Monospermie scheint eine Lagerung des Spermaschwanzes zwischen Ooplasma und Oolemma aber selten zu sein (s. a. oben, S. 479).

Irgend eine, einem Empfängnishügel ähnliche Erhebung des Ooplasma an der Eintrittsstelle des Spermatozoon konnte bei der Ratte nicht beobachtet werden, während entsprechende, allerdings nicht unzweideutige Bildungen bei der Maus gelegentlich angetroffen werden.

Einige Zeit nach dem Eintritt des Spermatozoon in das Ei beginnt einerseits die zweite Richtungsspindel, wie oben beschrieben, in das Stadium der Metakinese zu treten, anderer-

¹⁾ Warum van der Stricht (18) annimmt, dass diese Drehung unterbleibt, wenn der Spermakopf Schwanzfaden und Verbindungsstrich nachzieht, ist mir unverständlich.

seits der Spermakopf seine charakteristische Form zu verlieren und sich ziemlich gleichzeitig mit dem centralen Tochterknäuel der zweiten Richtungsspindel in den männlichen bzw. weiblichen Vorkern umzuwandeln.

Wir haben mehrere Stadien gefunden, in denen, wie in Fig. 15, 15 a, 16, 19 und 20, teils ein dichter, aus einzelnen nicht mehr scharf getrennten rundlichen Chromatinklumpen bestehender Haufen unter dem zweiten Richtungskörper gelegen war, teils unter einer anderen Stelle der Eiperipherie ein ähnlicher, aber mehr länglicher und der Form des Spermakopfes noch ungefähr entsprechender chromatischer Klumpen zur Beobachtung kam, an dem der Zerfall in einzelne Chromatinbestandteile schon bemerkbar war.

Während der dem Vorstadium des weiblichen Vorkernes entsprechende, unter dem abgeschnürten Richtungskörper gelegene Chromatinklumpen nackt im Ooplasma lag, konnten an dem anderen, aus dem Spermakopf entstandenen chromatischen Gebilde, das in den männlichen Vorkern überzugehen im Begriffe steht, an geeignet konservierten bzw. gefärbten Präparaten und bei günstiger Schnittrichtung das in Diplosomaform erscheinende Spermocentrum mit einer, allerdings nicht sehr intensiven Protoplasmastrahlung umgeben beobachtet werden. Von der Existenz eines Ovocentrum, wie es van der Stricht (18) für das Fledermausei beschreibt, haben wir nicht das Geringste entdecken können¹⁾. Da die Richtungsspindeln nach unserer Auffassung bestimmt der Centrosomen entbehren, so dürfte ein solches auch kaum zu erwarten sein. Dagegen ist das Spermocentrum bei der Ratte entschieden viel leichter und deutlicher zu beobachten als bei der Maus.

Aus diesen beschriebenen Prophasen der beiden **Vorkerne** bilden sich nun anscheinend recht rasch die letzteren selbst,

¹⁾ In Fig. 13 zeigt sich neben der centrosomenfreien 2. Richtungsspindel ein dunkler Punkt in hellem Plasmahofe (rudimentäres Oocentrum?).

indem sich jeder der chromatischen Haufen mit einer achromatischen Kernmembran umgibt, ein Liningerüst in dem anfangs noch kleinen, aber schnell zur definitiven Grösse anwachsenden Kern entsteht, eine Kernmembran sich ausbildet und das Chromatin sich im Kernraum verteilt.

In ähnlicher Weise, wie der eine von uns (14) das für die Maus beschrieben hat, ist das Aussehen der Vorkerne unmittelbar nach ihrer Ausbildung ein verschiedenes von dem in den späteren Stadien zur Zeit der Annäherung und vor dem Beginn der ersten Furchungsteilung.

Die beiden Vorkerne zeigen in den frühen Stadien ihrer Bildung ausgesprochen starke chromatische Nucleolen, wenigstens erscheint das in nahezu kugeligen Klumpen angeordnete Chromatin im Liningerüst in dieser Form. Dabei kann die Zahl der vorhandenen „Nucleolen“ schwanken. Einige Zeit später findet man wohl noch einige oder mehrere solcher, zum Teil auch recht grosser, chromatischer, nucleolenartiger Körper, daneben aber hat eine Verteilung von unregelmässig geformten Chromatinfäden auf dem Liningerüst stattgefunden, so dass letzteres, das in den frühen Stadien der Vorkerne (Fig. 21, Taf. 9/10) sehr deutlich hervortrat, jetzt vom Chromatin mehr oder weniger vollkommen verdeckt wird. So findet man die Vorkerne nach vollendeter Annäherung (Fig. 22, Taf. 9/10).

In anscheinend noch späteren Stadien wie dem der Fig. 23 u. 24, Taf. 9/10 sind nucleolenartige Chromatinklumpen vollständig verschwunden und ein ziemlich feines und zartes Chromatingerüst durchsetzt den ganzen Kernraum. Man wird sich diese, bei der Maus ganz ähnlich in die Erscheinung tretenden Veränderungen der Vorkerne vielleicht so erklären dürfen, dass, ebenso wie die Chromosomen am centralen Ende der zweiten Richtungsspindel nicht die Form von Schleifen, sondern von kugeligen Klumpen haben, auch der fast rein chromatische Spermakopf in ähnliche, vielleicht nur eine an Zahl geringere

Menge solcher Chromatinklumpen zerfällt. Da aber die Chromosomen der ersten Furchungsspindel Schleifenform haben, so dürfte während des beschriebenen Entwicklungsganges der Vorkerne eine allmähliche Umbildung der Gestalt der Chromosomen zur Schleifenform erfolgen¹⁾.

Fast stets ist der eine der beiden Kerne kleiner als der andere, und da in der Nähe des letzteren der oben beschriebene intensiv färbbare Spermaschwanzfaden sich findet und häufig auch das Spermocentrum sichtbar ist, handelt es sich um den männlichen Vorkern. Da er die gleiche Chromatinmasse enthält wie der weibliche, so ist sein Kerngerüst entsprechend gröber als das des letzteren. Der Durchmesser des weiblichen Vorkernes beträgt ca. 18—19, der des männlichen etwa 12—15 μ . Beide sind also im Verhältnis zu dem geringen Eidurchmesser relativ gross. Dabei sind beide Kerne fast genau kugelig. Lappige Vorkerne sind an gut konservierten Präparaten ebenso wenig zu beobachten wie lappige Richtungskörper.

Die Aneinanderlagerung der Vorkerne erfolgt fast immer im Centrum oder fast genau im Centrum des Eies, während ihre Entstehung, wie schon oben angegeben, in der Peripherie vor sich geht. Eine excentrische Lage, wie sie kürzlich Anikiew (1) bei der Maus beschreibt, scheint mir doch ein Ausnahmefall zu sein. An geeigneten Präparaten erkennt man fast stets neben dem kleineren der beiden Vorkerne eine dichtere und dunkler gefärbte Protoplasmanmasse, in deren Centrum an geeigneten Präparaten deutlich das Diplosoma des männlichen Geschlechtsproduktes beobachtet werden kann. Es handelt sich hier also um das Spermocentrum, an dem gelegentlich Andeutungen einer Protoplasmastrahlung gesehen wurden; zumeist aber sieht man um diese Zeit nur den dunklen

¹⁾ Die bei der Maus in den Vorkernen kurz vor ihrer Auflösung entstehenden Chromosomen haben ja, wie der eine von uns (14) mit Bestimmtheit nachweisen konnte, bereits Schleifenform.

Protoplasmahof ohne deutliche Strahlung. Dass die Centrosomen der ersten Furchungsspindel beide aus dem Spermocentrum hervorgehen, darf angesichts des negativen Befundes eines Ovocentrums wohl als sicher gelten.

Die Vorkerne mit dem fein verteilten Chromatingerüst scheinen unmittelbar vor der Bildung der ersten Furchungsspindel zu stehen. Ob es dabei zu einer Kernverschmelzung kommt oder ob die Chromosomen getrennt in den Vorkernen entstehen wie bei der Maus, konnte nicht nachgewiesen werden.

Die Vorkerne des Säugetiereies sind in der Literatur oft beschrieben und verhältnismässig häufig beobachtet worden; bekanntlich sind sie überhaupt im Jahre 1875 von van Beneden (3) beim Kaninchen zuerst aufgefunden worden. Genaue Beschreibungen stammen jedoch erst aus der Zeit, wo man mit Hilfe der modernen Mikrotomtechnik sorgfältiger hergestellte Schnittpräparate dieses Befruchtungsstadiums zu untersuchen imstande war.

Bei der Maus ist es weder dem einen von uns (14) noch einem der Nachuntersucher gelungen, das Spermocentrum während der eigentlichen Vorkernstadien aufzufinden, dagegen hat es van der Stricht (18) bei der Fledermaus kürzlich beobachtet und ausführlich beschrieben. Allerdings nimmt er daneben noch die Existenz eines Ovocentrums an.

Es wäre überflüssig, die diesbezügliche Literatur hier noch einmal eingehend zu besprechen, da dies von anderer Seite, besonders von van der Stricht (18) in jüngster Zeit geschehen ist. Die Veränderungen des Chromatins der Pronuclei sind in ähnlicher Weise auch bei anderen Säugetieren so beobachtet worden wie bei Maus und Ratte.

VI. Schlussbemerkungen.

Es haben unsere Beobachtungen über die Reifung und Befruchtung des Eies der Ratte, wenn sie sich auch nicht über die ganze Ausdehnung des Befruchtungsprozesses erstrecken, sondern mit dem Stadium der ausgebildeten Vorkerne enden, und wenn sie auch die frühen, vor der Bildung der Richtungsspindeln gelegenen Stadien der Eireifung nicht berücksichtigen, dennoch verschiedene Resultate zutage gefördert, die geeignet sind, die gleichen Erscheinungen bei der nahe verwandten Maus näher zu erklären und überhaupt unsere Kenntnisse von den Reifungs- und Befruchtungsvorgängen am Säugetierei wesentlich zu vervollständigen.

Zwar konnte die Frage, wie das Fehlen des ersten Richtungskörpers (denn unserer Ansicht nach kann es sich, ebenso wie bei der Maus, nur um diesen handeln) zu erklären ist, nicht gelöst werden, so dass Aufschlüsse über diesen Punkt, den wir in erster Linie durch unsere Untersuchungen zu klären suchen wollten, nicht erhalten wurden. Höchstens waren wir imstande, die bereits bei der Maus mit ziemlicher Sicherheit festgestellte Tatsache, dass es der erste Richtungskörper ist, der fehlt, durch unsere Untersuchungen bei der Ratte von neuem zu bekräftigen.

Dagegen ergaben unsere Untersuchungen Aufklärungen anderer Art, in erster Linie über den Teilungsmodus der Chromosomen bei den Richtungsteilungen, ferner über das Verhalten des Spermaschwanzes bei der Besamung der Eier, sowie über das Spermocentrum im Stadium der Vorkerne. Andererseits wurden zahlreiche bei der Maus früher gefundene Tatsachen durch unsere Befunde bestätigt, so dass das Studium der Reifung und Befruchtung des Eies der Ratte jedenfalls als eine sehr dankbare Aufgabe bezeichnet werden musste.

War unser Material auch kein ganz lückenloses und fehlten insbesondere die Stadien während des eigentlichen Ovulationsvorganges, so haben wir doch für gewisse andere Stadien, wie namentlich das der ersten Richtungsspindel, speziell das Stadium der Prophase dieser, ein so reichhaltiges Material erhalten und verarbeitet, wie es bisher wohl für noch kein anderes Säugetierei vorliegt.

VII. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Das Ei der Ratte verhält sich in bezug auf die Richtungsteilungen wie bei weitem die meisten Säugetiereier, d. h. es stösst den ersten Richtungskörper bereits im Eierstock ab, den zweiten erst nach erfolgter Besamung im Eileiter.

2. An den Eileitereiern der Ratte (Stadium der zweiten Richtungsteilung vor und nach der Besamung, Stadium der Vorkerne) wird fast stets nur ein Richtungskörper gefunden. Dieser ist der zweite (= Polocyte 2. Ordnung). Der erste Richtungskörper (= Polocyte 1. Ordnung) scheint während der Ovulation zugrunde zu gehen. Auf welche Weise das erfolgt, konnte nicht beobachtet werden.

3. Die erste Richtungsspindel bildet sich in der Regel unmittelbar nach dem Wurf aus dem Keimbläschen der Oocyte 1. Ordnung (Eierstocksei), wobei das Chromatin des letzteren sich in Gestalt rundlicher oder länglich-runder Klumpen zusammenballt, während die Kernmembran unter starker Verkleinerung des Kerndurchmessers schrumpft und sich schliesslich auflöst.

4. Die Spindelfigur der ersten Richtungsteilung liegt anfangs nahezu central im Ovarialei oder nur wenig excentrisch, rückt aber dann gegen die Oberfläche der Oocyte, wo sie an-

fangs tangential steht, um sich vor Beginn der Metakinese in die radiäre Stellung zu drehen. Sie stellt der Hauptmasse nach eine Centralspindel dar, deren Pole offen sind und keine Centrosomen erkennen lassen.

5. Die Chromosomen der ersten Richtungsspindel erscheinen im Stadium des Monasters in Gestalt modifizierter Ringe, die bei der Metakinese an einem Ende des Ringes längere Zeit zusammenhängen und sich mit den unvollkommen getrennten Teilhälften den Fasern der Spindel parallel legen.

6. Im Stadium des Dyasters bezw. Dyspirems ist die Trennung der Chromosomen vollendet. Sie stellen jetzt in jeder der beiden Tochterplatten kurze abgerundete Stäbchen mit deutlichem Längsspalt dar (Dyaden).

7. Der erste Richtungskörper wird im Eierstock gebildet und scheint stets grösser zu sein als der im Eileiter zur Abstossung gelangende zweite. Er wird nur an Ovarialeiern beobachtet, an Tubeneiern fehlt er stets oder fast stets. Sein Schicksal ist ungewiss. Es liess sich nur soviel feststellen, dass er innerhalb einer sehr kurzen Spanne Zeit verschwindet.

8. Die zweite Richtungsteilung folgt der ersten voraussichtlich ohne Ruhepause und beginnt wahrscheinlich schon im Eierstock, läuft im übrigen aber im Eileiter ab. Die Metakinese beginnt erst nach Eindringen des Samenfadens ins Ei.

9. Die zweite Richtungsspindel ist schmaler, aber viel länger als die erste. Sie liegt im Monasterstadium tangential und dreht sich oft erst im Dyasterstadium in die radiäre Stellung. Sie besteht aus auffällig kräftigen, zum grossen Teil von Pol zu Pol durchlaufenden Fasern, ist häufig leicht gekrümmt und entbehrt wie die erste der Centrosomen.

10. Die Chromosomen der zweiten Richtungsspindel erscheinen auch im Monasterstadium als Dyaden, d. h. in Gestalt

von Doppelkugeln, die durch einen jetzt quer zur Spindelachse stehenden Spalt getrennt werden. Durch die Metakinese werden die Doppelkugeln (Dyaden) in einfache Kugeln (Monaden) getrennt.

11. Die beiden Oocytenteilungen der Ratte stimmen mit dem Verhalten der Spermatocytenteilungen bis auf Einzelheiten genau überein. Die Chromosomen, die aus dem Keimbläschen hervorgehen und den Äquator der ersten Richtungsspindel bilden, müssen als Tetraden aufgefasst werden. Nimmt man die für die früheren Stadien der Eireifung verschiedener Säugtiere nachgewiesene parallele Conjugation der Chromosomen auch für die Ratte als bestehend an, so ist die erste Richtungs- (Oocyten-)teilung eine Reduktionsteilung (heterotypische Längsteilung), die zweite eine Äquationsteilung (homoiotypische Längsteilung).

12. Der zweite Richtungskörper ist eine ziemlich kleine Zelle (ca. 12 μ), deren Chromosomen niemals einen ruhenden Kern bilden. Oft tritt die in der Dyspiremphase der zweiten Oocytenteilung aus Centralspindelkörperchen gebildete Spindelplatte in den Richtungskörper ein, oft aber bleibt sie auch im Ei zurück. Da die erste Polocyte an Eileitereiern stets oder fast stets fehlt, ist der zweite Richtungskörper die einzige Polzelle, die man während der Befruchtungsvorgänge des Eies der Ratte neben diesem im Eileiter innerhalb des Oolemma findet.

13. Die Ovulation ist bei der Ratte eine spontane. Sie erfolgt in der Regel auch ohne vorhergehende Begattung. Letztere kann aber auch der Ovulation vorausgehen. Die Spermatozoen finden sich in den ersten Stunden nach der Copulation in grosser Zahl im Uterus, während sie in die Eileiter nur langsam und in verhältnismässig geringer Zahl vordringen. Im Uterus sterben die Samenfäden schon nach wenigen Stunden ab.

14. Es ovulieren in der Regel beide Eierstöcke gemeinsam und entleeren bis zu 13 Eier auf einmal in den Eileiter. Die aus einem Ovarium stammenden Eier (bis zu 8) werden in den bläschenförmig erweiterten ampullären Teil des gleichseitigen Eileiters entleert, wo sie dicht gehäuft mit ihren umgebenden Disci proligeri liegen.

15. Das Eindringen der Samenfäden erfolgt im Monasterstadium der zweiten Richtungsspindel; erst dann beginnt deren Metakinese. Der Samenfadenkopf durchbohrt das dünne Oolemma (Zona pellucida) und dringt meist sofort in die anliegende Rindenschicht des Ooplasma ein, indem er Verbindungsstück und Schwanzfaden nach sich zieht. Letzterer liegt oft teilweise zwischen Oolemma und Ooplasma, ehe er ins Ooplasma vollkommen eintritt.

16. Das lange Verbindungsstück des Spermatozoon der Ratte nimmt nach dem Eindringen ins Ei an Färbbarkeit sehr stark zu und lässt den intensiv dunkel gefärbten Spiralfaden erkennen, während der Kopf im Ooplasma aufquillt.

17. Einige Zeit nach dem Eindringen des Spermakopfes verändert dieser unter weiterer Quellung seine Form und bildet sich zu einem länglichen, teilweise in Vacuolisierung begriffenen Chromatinhaufen um, neben dem erstlich das Spermocentrum in Gestalt eines von einer zarten Strahlung umgebenen Diplosoma erscheint, zweitens, und zwar meist in einer gewissen Entfernung, der oft stark gekrümmte Spermaschwanz mit dem intensiv dunkel gefärbten Verbindungsstück.

18. Während der aufgequollene Spermakopf sich in den männlichen Vorkern umzubilden beginnt, wandelt sich die centrale Chromosomengruppe des Dyspirems der zweiten Richtungsspindel in den weiblichen Vorkern um, wobei sie anfangs einen, dem Spermakopf ähnlichen, aber mehr rundlichen Chromatinhaufen bildet.

19. Während der an Grösse schnell zunehmende und bis zur Zeit der vollendeten Annäherung der Kerne den männlichen an Grösse übertreffende weibliche Vorkern nackt im Ooplasma liegt, ist neben dem wachsenden männlichen Vorkern das Spermocentrum fast stets nachweisbar und regelmässig das dunkel gefärbte Verbindungsstück des Spermatozoen in Gestalt eines mehr oder weniger gekrümmten Fadens. Da ein Ovocentrum fehlt, kann die zwar nicht direkt beobachtete Tatsache, dass die Centren der ersten Furchungsspindel beide vom Spermocentrum abstammen, wenigstens indirekt erschlossen werden.

20. In den frühen Phasen der Annäherung der Vorkerne enthalten diese ein feines Liningerüst mit grossen chromatischen Nucleolen. Auf späteren Stadien verschwinden diese und es bildet sich eine mehr fadenartige Chromatinverteilung auf dem Liningerüst.

21. Die Annäherung der Vorkerne erfolgt genau oder fast genau im Centrum des kleinen äusserst dotterarmen Eies der Ratte. Um diese Zeit sind die Eier aus der erweiterten Ampulle in den isthmischen Teil der Tube getreten.

22. Das Eierstocksei (Oocyte I. Ordnung) zeigt eine dunkle centrale Partie dichter Protoplasmastruktur mit gröberen Mitochondrienhaufen, während das Eileiterei zur Zeit der Besamung und im Vorkernstadium eine ziemlich gleichmässige Verteilung aller Bestandteile des Ooplasma erkennen lässt.

Würzburg, Juli 1910.

Verzeichnis der zitierten Literatur¹⁾.

1. Anikiew, Über den Bau des Eiprotoplasma und über die excentrische Lagerung der Kernfiguren in einigen Tubeneiern der Hausmaus. *Anat. Anz.* Bd. 32. 1909.
2. Coe, W. R., The maturation of the Egg of the Rat. *Science N.S.* Vol. 27. Nr. 690. 1908.
3. van Beneden, E., La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement etc. *Bull. d. l'Acad. roy. de Belgique* Tome 40. 1875.
4. Duesberg, J., La Spermatogénèse chez le rat. *Arch. f. Zellforschung* Bd. 2. 1908.
5. Gerlach, L., Über die Bildung der Richtungskörper bei *Mus musculus*. *Festschr. für Rosenthal*, Wiesbaden 1906.
6. Kirkham, W. B., The maturation of the mouse egg. *Biol. Bull.* Vol. 12. 1907.
7. — Maturation of the egg of the white mouse. *Public. of Yale Univers. Transact. Connect. Acad. Arts and Sc.* Vol. 13. 1907.
8. Lams, H. et Doorme, G., Nouvelles recherches sur la maturation et la fécondation de l'oeuf des mammifères. *Arch. de Biol.* Tome 23. 1907.
9. Long, G. A., Some maturations Stages of the mouse egg. *Science N.S.* Vol. 27. Nr. 690. 1908.
10. Moore, G. G. S., Some points in the Spermatogenesis of Mammalia. *Internat. Monatschr. f. Anat. und Physiol.* Vol. 11. 1894.
11. Rubaschkin, W., Über die Reifungs- und Befruchtungsprozesse des Meer-schweincheneies. *Anat. Hefte* Bd. 29. 1905.
12. Schaffer, J., Über Bau und Funktion des Eileiterepithels beim Menschen und bei Säugetieren. *Monatschr. f. Geburtsh. und Gynäk.* 1909.
13. Schreiner, A. und K. E., Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? *Videnskab-Selskabets Skrifter.* Kristiania 1908.

¹⁾ Es ist im wesentlichen hier nur die neuere oder häufiger zitierte Literatur angegeben. Im übrigen siehe die Literaturnachweise bei Sobotta (14—16) und van der Stricht (18).

14. Sobotta, J., Die Reifung und Befruchtung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45. 1895.
 15. — Die Bildung der Richtungskörper bei der Maus. Anat. Hefte H. 106. 1907.
 16. — Über die Richtungsteilungen des Säugetiereies, speziell über die Frage der Zahl der Richtungskörper. Verhandlg. physik.-med. Gesellsch., Würzburg. N. F. Bd. 39. 1908.
 17. van der Stricht, O., Le spermatozoïde dans l'oeuf de chauve-souris. (Vesperugo noctula). Verhandlg. Anat. Gesellsch. Halle 1902.
 18. — La structure de l'oeuf des Mammifères (chauve-souris). 3^e partie L'oocyte à la fin du stade d'accroissement, au stade de la maturation, au stade de la fécondation et au début de la segmentation. Bruxelles 1909. (Classe des Sciences de l'Acad. royale de Belgique).
 19. van Winiwarter, H., Recherches sur l'oogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (Lapin et Homme). Arch. d. Biologie, 17. 1900.
 20. — Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (chat). Chap. III. Xanthosomes (corps jaunes) partiels. Ibid Tome 24. 1908.
 21. — Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (chat). Chap. IV. Ovogénèse de la zone corticale primitive. Ibid Tome 24. 1909.
-

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnungen für Figg. 1—24.

bg.	= Blutgefässe.	rk ₂ .	= Zweiter Richtungskörper.
ce.	= Centrosoma (Spermocentrum).	rkm.	= Rest der Kernmembran.
chr.	= Chromatinmassen.	rsp ₁ .	= Erste Richtungsspindel.
chrn.	= Chromosomen.	rsp ₂ .	= Zweite Richtungsspindel.
chrdy.	= Chromosomendyaden.	spdf.	= Spindelfasern.
dp.	= Discus proligerus.	spf.	= Schwanzfaden des Spermatozoon.
gr.	= Granulosa (Follikelepithel).	spk.	= Kopf des Spermatozoon.
♂ k.	= Männlicher Vorkern.	spko.	= Centralspindelkörperchen.
♀ k.	= Weiblicher Vorkern.	spv.	= Verbindungsstück des Spermatozoon.
ke.	= Keimepithel.	the.	= Theca folliculi.
lin.	= Liningerüst.	*	= Perivitellärer Raum mit Mitochondrien.
mit.	= Mitochondrien.	**	= Vergrösserter perivitellärer Raum.
ool.	= Oolemma (Zona pellucida).	†	= gefärbte Secretklumpen
ov.	= Ovulum (Ei).		(? cf. p. 467).
ovv.	= Ovula (Eier).		
ovid.	= Eileiterwand.		
rdp.	= Reste des discus proligerus.		
rk ₁ .	= Erster Richtungskörper.		

Tafel 7/8. Eierstockseier.

Fig. 1. Durchschnitt eines fast sprungreifen Graafschen Follikels der Ratte. Links die Eierstocksoberfläche. Das Ei befindet sich im Stadium der Prophase der ersten Richtungsspindel. Vergr. 100 : 1.

Fig. 2. Keimbläschen eines Eierstockseies eines fast sprungreifen Graafschen Follikels der weissen Ratte. Vergr. 1650 : 1.

Fig. 3. Ei mit umgebenden Discus proligerus eines nahezu sprungreifen Graafschen Follikels der Ratte. Keimbläschen mit Resten des Liningerüsts

und zusammengeballten Chromosomen. Im perivitellinen Raum Mitochondrien (Deutoplasmolyse?) Vergr. 550:1.

Fig. 4. Keimbläschen eines Eies von dem gleichen Tiere, von dem in Fig. 1. ein Graafscher Follikel dargestellt ist. Stark geschrumpfte Kernmembran. Vergr. 1650:1.

Fig. 5. Chromosomengruppe aus dem aufgelösten Keimbläschen eines fast sprungreifen Graafschen Follikels der Ratte (Prophase der ersten Richtungsteilung). Vergr. 1650:1.

Fig. 6. Ei mit dem umgebenen Discus proligerus aus einem fast sprungreifen Graafschen Follikel der Ratte. Frühes Stadium der ersten Richtungsspindel mit noch fast centraler Lage im Ei. Vergr. 550:1.

Fig. 6a. Richtungsspindel des in Figur 6 abgebildeten Durchschnittees, stärker vergrößert (Vergr. 1650:1).

Fig. 7. Ei mit dem umgebenden Discus proligerus aus einem fast sprungreifen Graafschen Follikel der Ratte. Oberflächlich gelegene tangential erste Richtungsspindel im Monasterstadium. Vergr. 550:1.

Fig. 7a. Richtungsspindel des in Fig. 7 abgebildeten Präparates bei stärkerer Vergrößerung. Vergr. 1650:1.

Fig. 8. Ei mit dem umgebenden Discus proligerus aus einem nahezu sprungreifen Graafschen Follikel der Ratte. Oberflächliche, radiär stehende erste Richtungsspindel im Monasterstadium. Vergr. 550:1.

Fig. 8a. Richtungsspindel des in Fig. 8 abgebildeten Schnittes bei stärkerer Vergrößerung. Vergr. 1650:1.

Fig. 9. Ei mit dem umgebenden Discus proligerus aus einem sprungreifen Graafschen Follikel der Ratte. Dyasterstadium der ersten Richtungsspindel. Vergr. 550:1.

Fig. 10. Eben abgeschnürter erster Richtungskörper eines Ovarialeies der Ratte (Dyspiremphase der ersten Richtungsspindel). Vergr. 1650:1.

Tafel 9/10. Eileitereier.

Fig. 11. Teil eines Durchschnittees des erweiterten Abschnittes der Ampulla tubae uterinae mit 6 nebeneinandergelegenen entleerten Eiern, von denen 4 im Schnitt getroffen sind (Vorkernstadium), während von zwei weiteren nur die Discuszellen sichtbar sind. Übersichtsbild. Vergr. 75:1.

Fig. 12. Teil eines noch unbesamten Eileitereies der Ratte mit der zweiten Richtungsspindel (Monasterstadium). Die Spindel liegt tangential in der (durch den Schnitt abgetrennten) Kuppe des Eies. Vergr. 550:1.

Fig. 12a. Richtungsspindel des in Figur 12 abgebildeten Präparates bei stärkerer Vergrößerung. Vergr. 1650:1.

Fig. 13. Durchschnitt eines noch unbesamten Eileitereies der Ratte mit der zweiten Richtungsspindel im Monasterstadium. Vergr. 550:1.

Fig. 13a. Richtungsspindel des in Fig. 13. abgebildeten Schnittes bei stärkerer Vergrößerung. Vergr. 1650:1.

Fig. 14. Zweite Richtungsspindel eines eben besamten Eies der Ratte im Stadium des Dyasters. Vergr. 1650:1.

Fig. 15. Durchschnitt eines bereits besamten Eileitereies der Ratte im Stadium des Dyspirems der zweiten Richtungsspindel. Vergr. 550:1.

Fig. 15a. Richtungsspindel und Richtungskörper des in Fig. 15 abgebildeten Präparates bei stärkerer Vergrößerung. Vergr. 1650:1.

Fig. 16. Durchschnitt eines Eileitereies der Ratte im gleichen Stadium wie Fig. 15, 15a. Ausser dem Dyspirem der zweiten Richtungsspindel ist (links) auch der Spermakopf sichtbar. Vergr. 550:1.

Fig. 17. Eileiterei der Ratte mit eben eindringendem Spermatozoon. Vergr. 550:1.

Fig. 18. Eileiterei der Ratte mit eben eingedrungenem Samenfaden. Hinter dem etwas gequollenen Kopf liegt das lange, dunkel gefärbte Verbindungsstück und ein Teil des Schwanzfadens. Vergr. 550:1.

Fig. 19. Eileiterei der Ratte nach Abschnürung des zweiten Richtungskörpers und mit eingedrungenem Spermatozoon. Unter dem Richtungskörper die Chromosomengruppe des weiblichen Vorkerns, neben den in Verkürzung sichtbaren Spermakopf das Spermocentrum und das Verbindungsstück. Vergrößerung 550:1.

Fig. 19a. Teil des in Figur 19 abgebildeten Präparates bei starker Vergrößerung. Spermocentrum, Verbindungsstück mit intensiv gefärbtem Spiralfaden. Vergr. 1650:1.

Fig. 20. Eileiterei der Ratte mit eingedrungenem Spermatozoon, dessen Kopf sich in den männlichen Vorkern umzubilden beginnt. Neben ihm das Spermocentrum und ein Teil des Verbindungsstückes bzw. Schwanzfadens. Vergr. 550:1.

Fig. 21. Eileiterei der Ratte in frühem Vorkernstadium. Spermocentrum. Vergr. 550:1.

Fig. 22. Eileiterei der Ratte im Vorkernstadium. Vergr. 550:1.

Fig. 23. Eileiterei der Ratte im späteren Vorkernstadium. Verbindungsstück am männlichen Vorkern. Vergr. 550:1.

Fig. 24. Eileiterei der Ratte im Stadium ausgebildeter Vorkerne. Spermocentrum. Vergr. 550:1.

Druck der Königl. Universitätsdruckerei H. Stürtz A. G., Würzburg.

AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT DER K. UND K. TIERÄRZTLICHEN HOCHSCHULE
IN WIEN. (VORSTAND: PROF. DR. STRUSKA).

ÜBER DIE
BEDEUTUNG DER TUBENDIVERTIKEL (LUFTSÄCKE)
BEI DEN EQUIDEN.

VON

KARL SKODA,
WIEN.

Mit 3 Textfiguren und 7 Figuren auf Tafel 11/12.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorbemerkungen	503
I. Theorien über die Funktion der Luftsäcke	505
Erste Gruppe der Theorien (Akustik)	506
Zweite Gruppe der Theorien (Respiration, Phonation)	516
Dritte Gruppe der Theorien	520
II. Wege zur Erforschung der Luftsackfunktionen	521
III. Bedingungen für die Grössen- und Formänderungen der Luftsäcke	522
IV. Begrenzungen des von den Luftsäcken eingenommenen Raumes	525
V. Grössen- und Formänderungen durch Wechsel der gegenseitigen	
Beziehungen der Umgebung	528
A. Im Allgemeinen	528
B. Beziehungen des Kehlkopfes zum Grössen- und Formwechsel	
der Luftsäcke	530
C. Einfluss der Formänderungen der dorsalen Pharynxwand	
auf die Luftsäcke	545
VI. Einfluss des Schlingaktes auf die Luftsäcke	546
VII. Tuba und Tubenmuskulatur	547
VIII. Gegenseitige Beziehungen zwischen Tubenbewegung, Schlingakt	
und Luftsack	564
IX. Anatomische und physiologische Besonderheiten der Equiden	565
X. Kompensation der Besonderheiten	571
XI. Versuche über den Abschluss des Tubenlumens gegen den Hohl-	
raum der Luftsäcke, gegen die Rachenhöhle und gegen das	
Cavum tympani	574
XII. Ablauf der Funktion der Tuba und des Luftsackes	586
XIII. Nachweis der Grössen- und Formänderungen der Luftsäcke	
durch Kadaverinjektionen	589
XIV. Physiologisch-biologische Bemerkungen	595
Zusammenfassung	600
Literaturverzeichnis	602
Erklärung der Abbildungen	604

Vorbemerkungen.

Die Tubae auditivae des Pferdes und seiner Familien-genossen¹⁾ sind bekanntlich ganz eigenartig ausgebildet: die Schleimhaut, welche den knorpeligen Anteil ventral abschliesst, buchtet sich am grössten Teil seiner Längenausdehnung zu einer mächtigen, dünnwandigen Blase aus, welche als Luft-sack, Diverticulum tubae auditivae bezeichnet wird. Ähnliche Divertikel der Tuben werden nur noch bei *Tapirus* von F. Müller (19), Zuckerkandl (35) und Peter (25), bei *Hyrax* von Brandt (3) und George (8), sowie bei *Vespertilio murinus* und *auritus*²⁾ von Rüdinger (29) und Peter (25) erwähnt bzw. beschrieben. Nach der Angabe von Milne-Edwards (17) beschreibt Vrolik (34) auch bei *Babirussa* ein Paar grosse Luftsäcke, die zwar denselben Raum okkupieren wie jene des Pferdes, aber nicht mit den Tuben im Zusammenhange stehen, sondern in den kaudalen Anteil der Nasenhöhle münden.

¹⁾ Die Equiden (Pferd, Esel, Zebra etc.) zeichnen sich hinsichtlich ihres anatomischen Baues durch eine derartige Übereinstimmung aus, dass man berechtigt ist, die bei einer Art gewonnenen Resultate, wo es sich nicht um feinere Details handelt, auf die ganze Familie zu übertragen.

²⁾ Die „Tubenanhänge“ (Peter) bei *Vespertilio* scheinen mir nach der Beschreibung der genannten Autoren nicht in eine Reihe mit den Luftsäcken zu gehören.

In Bezug auf die Luftsäcke des Tapir schrieb Müller (19) in der ersten Auflage (1853) seines Lehrbuches der Anatomie der Haus-säugetiere folgendes: „Nach Prof. Hyrtl's Mitteilung soll nur beim Tapir ein ähnlicher Luftsack angetroffen werden.“ In der zweiten (1871) und dritten Auflage (1885) ist der Luftsack des Tapir ohne Nennung Hyrtl's angeführt. Ob dieser darüber etwas veröffentlicht hat, konnte ich nicht feststellen.

Über ihren Zweck und ihre Funktion liegen keine positiven Angaben vor und die bisher durchgeführten Untersuchungen haben nur Hypothesen gezeitigt, von denen keine einwandsfrei ist. Wenn wir fragen, warum dieser so mächtig und wohl ausgebildete, so lange gekannte, so vielfach und eingehend beschriebene Organteil bisher immer mit dem Vermerk abgetan werden musste, „Zweck und Funktion nicht sicher festgestellt“, so gibt es darauf mehrere Antworten. Zunächst ist die experimentelle Untersuchung der Tuben im allgemeinen eine schwer zu bewältigende Aufgabe. Bei den Luftsäcken erhöht sich die Schwierigkeit ganz enorm. Dies erhellt schon aus ihrer Lage, welche sie für direkte experimentelle Untersuchungen am lebenden Tier nur sehr schwer zugänglich macht.

Sie sind operativ nur an zwei Stellen erreichbar, erstens vom sog. Viborg'schen Dreieck aus, gebildet durch die Sehne des M. sternocephalicus, den kaudalen Rand des Unterkiefers und die Vena maxillaris. Wenn man sie hier aufsuchen will, so muss man sich, nachdem die Haut und der Hautmuskel parallel zur Sehne des Sternocephalicus durchgeschnitten worden sind, an der medialen Seite der Parotis einen Weg bahnen, um zum Luftsack der betreffenden Seite zu gelangen. Zweitens kann man sie oral vom Seitenrand des Atlasflügels erreichen, indem man nach Spaltung der Haut die Parotis nach vorne abpräpariert und nun entweder — nach Chabert — durch den freigelegten M. jugulohyoideus hindurch zum Luftsack vordringt oder ihn — nach Dietrich — hinter diesem Muskel im Bindegewebe aufsucht. Der Weg durch den M. jugulomandibularis, der von manchen Chirurgen eingeschlagen wird (s. Bayer [2]), ist, wie schon K. Günther (11) richtig bemerkte, gefährlich und deshalb nicht zu empfehlen, weil hier wichtige Nervenstämmе und Gefäße verletzt werden können. Man ersieht aus dieser kurzen Darstellung beider Methoden, dass man an jenen Stellen, wo die Luftsäcke operativ zugänglich sind, die Parotis abheben, also ziemlich tief eindringen muss, um die Luftsäcke zu erreichen. In die Höhle der Luft-

säcke kann man aber auch auf unblutige Weise eindringen, durch Sondierung der Tuba von der Nasenhöhle aus. Allein diese von F. Günther (Hannover) in die chirurgische Technik eingeführte Methode hat sich wegen ihrer ziemlich schwierigen Durchführbarkeit und wegen der Unsicherheit der zu erzielenden Resultate keine Freunde unter den Chirurgen erworben. B a y e r (2) erwähnt hierüber, dass die Einführung des Katheters das eine Mal spielend, das nächste Mal absolut nicht gelingt und fügt hinzu: „Diesem Übelstand wäre allerdings zu begegnen, wenn man unter Kontrolle mit dem Laryngoskop die Katheterisation vornehmen würde.“ Da ich die Tubenrachenöffnungen mit dem Spiegel untersucht habe (s. Kap. XI), so werde ich darauf noch später zurückkommen.

Eine zweite Ursache für die Unsicherheit unserer Kenntnisse über die Luftsackfunktion bildet die seltene Möglichkeit, sich jene oben erwähnten Tiere zu verschaffen bzw. sie anatomisch und experimentell zu untersuchen, welche ebenfalls mit Tubendivertikeln versehen sind und deshalb ein Material bieten könnten, welches uns vielleicht durch den Vergleich Aufschluss geben würde.

Endlich möchte ich als letzten Grund anführen, dass man sich seit jeher meist daran klammerte und es zu beweisen trachtete, die Luftsäcke müssten zu jenen Organapparaten in funktioneller Beziehung stehen, mit welchen ihre Hohlräume kommunizieren, also mit den Gehör- und Atmungsorganen. Andere Mutmassungen tauchten zwar auch auf, wurden aber nicht weiter verfolgt und noch weniger wurde es versucht, für sie Beweise herbeizuschaffen.

I. Theorien über die Funktion der Luftsäcke.

An Theorien über die Luftsäcke hat es, seit man sie kennt (1779?), wahrlich nicht gemangelt. Man kann die verschiedenen, mitunter recht sonderbaren Hypothesen in drei Gruppen ein-

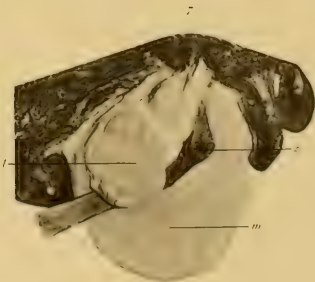
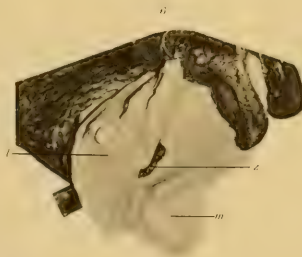
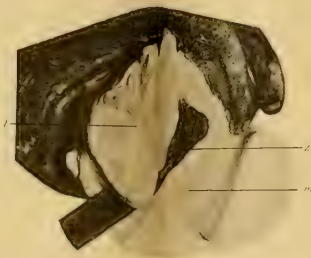
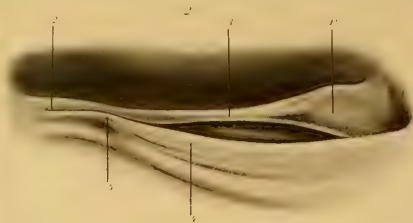
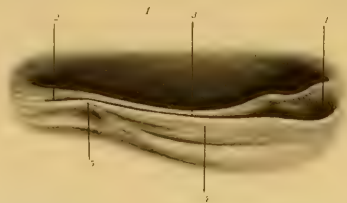
teilen: 1. in eine, welche die Luftsäcke für akustische Funktionen in Anspruch nimmt; 2. in eine, welche sie als Hilfsvorrichtungen der Atmungs- event. auch Stimmorgane funktionieren lässt und 3. in eine letzte, der zufolge sie mechanischen Zwecken dienen sollen.

Erste Gruppe der Theorien (Akustik).

In der ersten Gruppe finden wir vor allem die Ansicht vertreten, die Luftsäcke dienten zur Vervollkommnung der Hörfähigkeit, sie seien ein Hilfsapparat des Gehörorgans. Von den alten Veterinär-Anatomen nahm z. B. *Lavocat* (15) an, dass die Luftsäcke quasi vikariierend an Stelle der beim Pferde zu schwach entwickelten *Cellulae mastoideae* treten. *Gurlt*, *Graf*, *Leyh* u. a. schlossen sich ihm an. *Lavocats* Ansicht ist aber nicht zu halten, denn die *Cellulae mastoideae* des Pferdes sind zwar nicht gross, aber durchaus nicht so unterentwickelt, dass für sie ein Ersatz eintreten müsste. Ich finde z. B. bei einem mir vorliegenden Schädel eines englischen Vollblutpferdes Dimensionen von ca. 1,5 cm Höhe, ebensoviel Breite und 2,5 cm Länge für den von den Paukenzellen eingenommenen Raum des Felsenbeines.

Nach *F. Müller* (21) können sie „ihrer physiologischen Bedeutung nach nur als häutige Paukenblasen aufgefasst werden, deren Luft gleichwie in einem Resonanzboden bei der Erzeugung von Tönen im eigenen Kehlkopfe in mitgeteilte Schwingungen versetzt wird“, er lässt aber auch alle anderen Theorien nebenbei gelten, wenn sie ihn auch nicht befriedigen. Nur *Perosinos* (23) später zu erwähnende Ansicht scheint ihm bedenklich.

Peter (25) war meines Wissens der letzte, welcher selbständige Untersuchungen über die Funktion der Luftsäcke an-



gestellt hat¹⁾. Seine Ansichten schliessen sich der ersten Gruppe an. Er schreibt: „Von vornherein erscheint diese Auffassung als die plausibelste; denn infolge seiner Entstehung und seines engen anatomischen Verhältnisses zur Tube gehört der Luftsack zu diesem Sinnesapparat.“

Derselbe Autor widerlegt aber unter einem teilweise die Anschauung *Francks* (7), der sich dezidiert für die Funktion des Luftsackes als eines sehr vollkommenen Resonators ausspricht, welcher durch Änderung seines Fassungsraumes auf verschiedene Töne eingestellt werden könne. Er schreibt: „Wenn die *Francksche* Auffassung von der Funktion der Luftsäcke richtig ist, so muss die Bedingung gestellt werden, dass die Schallwellen zu den Räumen freien Zutritt haben. Derselbe ist natürlich nur durch die Eustachische Tube denkbar. Diese müsste sich zu dem Zwecke nach Bedarf öffnen können. Die Einrichtung der Tubenmuskulatur beim Pferde gestattet, wie oben gezeigt, in der Tat eine solche Annahme. Nun haben *Mach* und *Kessel* nachgewiesen, dass eine gleichzeitige Zuleitung des Schalles von der Tuba und dem äusseren Gehörgang aus die Bewegungen des Trommelfelles herabsetzt und vermindert. Diese Gründe würden also die letztere Auffassung von der Tätigkeit des Apparates für hinreichend starke Schallwellen ausschliessen. Auf entfernte und mit den gewöhnlichen Hilfsmitteln nicht mehr wahrnehmbare Geräusche dagegen können die *Machschen* Sätze keine Anwendung finden, da die hervorgebrachten Luftschwingungen so schwach sind, dass sie für sich allein das Trommelfell nicht in Bewegung zu setzen vermögen, sondern zur Hervorbringung eines Effektes auf dasselbe erst Multiplikation durch den Luftsackresonator erfahren müssen. Diese Schwingungen der Reso-

¹⁾ Die bezüglich funktionellen Untersuchungen von *Kämpfe* (13) beschränken sich im wesentlichen auf eine teilweise Nachprüfung der Angaben *Peters*. Jene von *Fish* (6) sind exakter ausgeführte Wiederholungen der Versuche *Perosinos*.

natorluft würden dann natürlich ungeschwächt auf das Trommelfell übertragen und die Gehörwahrnehmung würde so verdeutlicht werden. Eine Probe auf die Richtigkeit dieser Theorie liesse sich dadurch anstellen, dass man den Luftsack durch ein Rohr mit dem eigenen Ohr in Verbindung bringt. Wenn das Rohr luftdicht im äusseren Gehörgang befestigt worden ist, so hat man das eigene Ohr mit dem Resonator des Pferdes bewaffnet und könnte denselben prüfen. Aus Mangel an einem geeigneten Objekt konnte ich diesen Fragen vorläufig nicht näher treten.“

Wie wir diesen Ausführungen P e t e r s entnehmen können, scheint ihm selbst die Funktion der Luftsäcke als Resonatoren „für hinreichend starke Schallwellen“ nicht annehmbar. Es ist wohl auch ohne weiteres einzusehen, dass eine derartige Funktion vollkommen überflüssig wäre, da für hinreichend starke Geräusche doch kein spezieller Resonator notwendig ist.

Aber selbst wenn dies der Fall wäre, so scheint mir der Einwand, den P e t e r gegen die F r a n c k s c h e Hypothese erhebt, in dieser Form nicht genügend stichhaltig. Es könnten trotz der von M a c h und K e s s e l (16) konstatierten Abschwächung der Trommelfellbewegungen bei gleichzeitiger Schallzuleitung von der Tuba und vom äusseren Gehörgang aus bei „hinreichend starken Schallwellen“ noch immer — wenn auch schwächere — Trommelfellbewegungen stattfinden und eine Analyse der Geräusche ermöglichen. Auch könnte man anführen, dass M a c h und K e s s e l nicht an Tuben experimentierten, an welchen Luftsäcke vorhanden waren, so dass die Annahme nicht ganz von der Hand zu weisen wäre, das Vorhandensein solcher hätte eine Änderung der Resultate möglich erscheinen lassen.

Es lässt sich aber etwas Näherliegendes gegen F r a n c k s Ansicht ins Treffen führen: wenn wir annehmen würden, dass die Luftsäcke tatsächlich dazu vorhanden sein sollten, als Reso-

natoren durch Variation ihres Fassungsraumes sich auf besondere Töne einzustellen; wenn wir weiters annehmen wollten, dass die dadurch bedingte Möglichkeit Geräusche zu analysieren, z. B. bei Wildpferden dazu dienen könnte, ein bei einer feindlichen Annäherung hervorgerufenes Geräusch von anderen, harmlosen Geräuschen zu unterscheiden, so müsste sich vor allem eine eigene Muskulatur für die Luftsäcke nachweisen lassen, welche imstande wäre, sie für verschiedene Geräusche einzustellen.

Über die Muskulatur der Luftsäcke schreibt Peter: „Auf den oberen Abschnitt des lateralen Teiles gehen vom Tensor veli quergestreifte Muskelfasern über, welche sich vereinzeln und im Bindegewebe verlieren. v. Kostanecki stellt die Perissodactylen (ebenso die Prosimier) den anderen Säugern als Ausnahme insofern gegenüber, als sich keine Fasern des Abductor tubae am membranösen Teil, sondern einzig und allein am lateralen Knorpelhaken inserieren. Perosino und Lavocat geben an, dass sich ferner Muskelfasern des Pterygo-pharyngeus auf den Luftsack erstrecken. Nach letzterem soll dieser Muskel deshalb erweiternd auf den Luftbehälter einwirken können. v. Kostanecki leitet dagegen diese Fasern vom Palatopharyngeus und zwar von der Pars palato-salpingo-pharyngea ab. Die in die Luftsackwand einstrahlenden quergestreiften Muskelfasern können ihrer geringen Zahl nach keine Bedeutung für die Funktion des Luftsackes haben.“

Franck schreibt zwar über den Griffelfortsatz des Ohrmuschelknorpels, der bis zur Luftsackwand reicht: „Er kann jedenfalls etwas erweiternd und verengernd auf den Luftsack wirken.“ Aber wenn auch eine ganz minimale Änderung dieser winzigen Partie der Luftsackwand durch die Bewegungen des dort befestigten Griffelfortsatz-Endes erfolgt, so wird es bei der Betrachtung dieser Gegend des Luftsackes und bei der Beobachtung der Veränderungen, welche bei manueller Bewegung der Ohrmuschel erfolgen, ohne weiteres klar, dass sie keinen nennenswerten Einfluss auf den Fassungsraum der Luftsäcke ausüben können.

Der Wechsel in der Grösse der Luftsäcke ist durch ganz andere, in der Folge zu beschreibende Faktoren bedingt und so muss Francks Annahme mangels einer besonderen, hiezu geeigneten Muskulatur wohl fallen gelassen werden.

Aber auch gegen die Annahme Peters, bei „entfernten und mit den gewöhnlichen Hilfsmitteln nicht mehr wahrnehmbaren Geräuschen“ würde das Trommelfell doch infolge von

Multiplikation durch Schwingungen der „Resonatorluft“ in Bewegung gesetzt und dadurch eine Hörwahrnehmung hervorgerufen, müssen schwere Bedenken obwalten.

Abgesehen von den früher angeführten, nicht durch eine eigene Muskulatur bedingten Schwankungen in der Form und Grösse des Fassungsraumes, welche die Luftsäcke nicht als geeignete Resonatoren erscheinen lassen, kommt da noch etwas anderes in Betracht. Ich will hierbei von der wohl am besten erforschten menschlichen Tuba ausgehen und zitiere Hensen (12):

„Wir wissen, dass die Schallwellen ohne merkliche Schwächung zu dem Trommelfell durch den äusseren Gehörgang selbst dann vordringen, wenn derselbe fast ganz mit Epithelien usw. verstopft ist, durch die Tuba dringt dagegen kein Geräusch ein. Wenn nämlich tönende Körper durch den Mund dem Ostium tubae genähert werden, so werden sie desto undeutlicher vernommen, je tiefer sie eingeführt werden. Sobald die Tuba eröffnet wird, ändert sich dies, namentlich tritt die mit dem Namen Autophonie bezeichnete Erscheinung ein, dass nämlich dabei die eigene Sprache stark hallend im Inneren des Ohres vernommen wird. Auch von anderen kann auskultatorisch ein auffallendes Heraussprechen aus dem Ohr des Betreffenden gehört werden. Man hat diese Erscheinung beim Gähnen. Einzelne Autoren haben die Erfahrung gemacht, dass sie willkürlich die Autophonie bei sich eintreten lassen können.“

Als Beweis dafür, dass sich diese Ansicht auch in der neueren Zeit nicht geändert hat, zitiere ich ferner Schaefer (30):

„Stehen die Tuben infolge von Muskelkontraktionen oder anderen pathologischen Zuständen anhaltend offen oder hindert man den Verschluss durch Einführung eines Katheters, so tritt Tympanophonie (Autophonie) ein. Die Patienten haben die

Empfindung, als ob ihre Stimme statt aus dem Munde direkt von innen ins Ohr dringe; die Stimme klingt dabei peinlich schmetternd und abnorm laut; auch wird die Atmung zuweilen als lästiges Rauschen gehört

Dass die Tube nicht etwa normalerweise zur Wahrnehmung der Stimme dient, wie früher von einigen behauptet worden ist, geht schon aus der alten, von Joh. Müller auf Schellhammer zurückgeführten Erfahrung hervor, dass eine in den Mund geführte tönende Stimmgabel nicht gehört wird. Wenn Schwerhörige es für die Verbesserung der Schallperzeption nützlich finden, den Mund zu öffnen, so ist als Erklärung dafür wohl in erster Linie die Sistierung der Atmungsgeräusche heranzuziehen.“

Dazu möchte ich noch folgenden Versuch beifügen, den ich an mir selbst ausgeführt habe. Ich gehöre auch zu jenen, welche die Tube willkürlich öffnen und einige Zeit hindurch offen halten können. Dies erziele ich dadurch, dass ich zum Gähnakt ansetze, ihn aber nicht über das Anfangsstadium gedeihen lasse. Die Eröffnung der Tube wird von einem klatschenden Geräusch begleitet und ich höre — abgesehen von der Autophonie, die beim Sprechen sehr intensiv auftritt — nicht nur die Atemluft rauschend vorüberstreichen, sondern auch beim Anhalten des Atems ein permanentes Summen, welches ich als Muskelgeräusch, hervorgerufen durch die Spannung der Tubenrachenmuskulatur, auffassen möchte. Gegen die eventuelle Deutung, dieses Geräusch könnte durch den Blutstrom in den Gefäßen hervorgerufen sein, spricht die Gleichmässigkeit desselben, welche keinen Rhythmus unterscheiden lässt.

Diese feinen, aus der nächsten Umgebung der Tuba stammenden Geräusche werden also beim Offenstehen der Tube ungemein verstärkt. Wenn ich nun während des Offenhaltens der Tube den Mund öffne und auf äussere Geräusche achte, so kann ich absolut keine Verstärkung gegenüber der Norm

konstatieren. Im Gegenteil, die Aussengeräusche erscheinen mir eher abgeschwächt, was auch mit Mach-Kessels Resultaten übereinstimmen würde. Doch könnte diese Abschwächung der Aussengeräusche auch eine scheinbare, durch ihre Vermischung mit den summenden bezw. rauschenden Geräuschen aus der nächsten Umgebung der Tube bedingte sein.

Wollte man also mit Peter die von der geöffneten Tubenrachenmündung aus dem Schall zugänglichen Luftsäcke des Pferdes als Resonatoren für die Multiplikation von „entfernten und mit den gewöhnlichen Hilfsmitteln nicht mehr wahrnehmbaren Geräuschen“ auffassen, so würde sich dem folgendes entgegenstellen: wenn schon beim Offenhalten der Tuba des Menschen eine derartige Verstärkung von aus ihrer nächsten Umgebung stammenden Geräuschen erfolgt, wie intensiv müsste sie erst bei Tieren werden, welche, wie es Peter für das Pferd annimmt, noch eigene Resonatoren zur Schallverstärkung hätten! Wie wäre es dann den Pferden möglich, neben diesen intensiven Geräuschen noch entfernte schwache Geräusche zu vernehmen? Würden die Luftsäcke als Resonatoren entfernte schwache Geräusche verstärken (bei der menschlichen Tuba ist dies, wie ich oben ausgeführt habe, nicht der Fall), so müssten zugleich die aus der nächsten Umgebung derselben stammenden Geräusche ebenfalls multipliziert und die entfernteren dadurch gedeckt werden.

Dabei ist noch zu berücksichtigen, dass beim Menschen — gegenüber dem Pferde — eine günstigere Bedingung für das Vordringen von Schallwellen zur Tuba dadurch gegeben ist, dass sie sowohl durch die Nasenhöhle als auch durch die geöffnete Mundhöhle in die Rachenhöhle gelangen können. Beim Pferde ist aber die Rachenhöhle durch das schief liegende, mit seinem freien Rand bis an den Zungenrund reichende Gaumensegel derart von der Mundhöhle abgeschlossen, dass der Isthmus faucium nur beim Passieren von Nahrungsmitteln während des

Schlingaktes erweitert wird. Somit steht beim Pferde für das Eindringen von Schallwellen entfernter Geräusche zur Tuba nur der Weg durch die Nasenhöhle zur Verfügung, ein Umstand, der die Schallzuleitung gewiss beeinträchtigt.

Von Interesse sind auch Scheunerts (31) kurze Angaben über den Luftsack, weil sie in dem erst vor kurzem (1910) erschienenen Lehrbuch der Physiologie der Haussäugetiere enthalten sind und weil sie eine Andeutung über einen Versuch enthalten, welcher das oben Ausgeführte bekräftigt: „Über die Funktion desselben ist nichts bekannt; jedenfalls ist er keine für die Gehörsempfindung unbedingt nötige Einrichtung, da Pferde, deren Luftsäcke mit Gips ausgefüllt worden waren, ein ebenso feines Gehör wie andere zeigten.“

Über diesen Versuch schreibt Tereg (33): „F. Günther führte derartige Versuche im Jahre 1831 in folgender Weise aus. Er ging mit einem Metallkatheter, dessen Länge durch das Mass von der Flügelfalte der Nase bis zum inneren Augwinkel bestimmt war, vom unteren Nasengang aus in die Tuba der einen Seite ein und liess gelösten Gips bis zur Füllung des Luftsackes einfließen. Günther wählte absichtlich blinde Pferde, deren Gehör grössere Empfindlichkeit als bei normalen Tieren zeigt; andererseits schloss auch die Blindheit eine Täuschung bei der Gehörprüfung, welche in einem geräumigen Zimmer durch Anrufen sowohl vor als nach der Einfüllung von Gips vorgenommen wurde, aus. Auf Anruf von vier verschiedenen Seiten markierten die Tiere nach Anfüllung beider Luftsäcke durch Bewegungen der Ohren und des Kopfes und selbst der erblindeten Augen die Richtung, aus welcher die Töne herschallten, so dass kein Zweifel über den völligen Gebrauch des Gehörs in demselben Mass als vor dem Versuch bestehen konnte. Die Sektion bestätigte die gelungene Injektion.“

Bei Colin (4) finde ich ferner die Angabe, dass die Tier-

ärzte bei Pferden, deren (erkrankte) Luftsäcke sich mit Eiter gefüllt hatten, keine Störung der Gehörfunktion beobachtet haben.

Trotzdem, dass sich schon aus den angeführten Gründen die Annahme, die Luftsäcke seien dazu bestimmt, die Hörfähigkeit zu vervollkommen, gewiss nicht aufrecht erhalten lässt, will ich doch noch auf ein weiteres Argument eingehen, welches Peter für diese Hypothese anführt. Nach ihm sind alle jene früher angeführten Tiere, welche Luftsäcke bezw. Tubenanhänge besitzen, mit sehr empfindlichen Hörwerkzeugen ausgestattet (Equiden, Tapire, Hyrax und *Vespertilio murinus* et auritus). Dies kann ohne weiteres akzeptiert werden, da es durch Beobachtungen oder Berichte gestützt wird. Aber als Beweis dafür, dass diese Gebilde, wie Peter deduziert, die Ursache des feinen Hörempfindens seien, darf man es kaum auffassen.

Bezüglich des Tapirs, bei dem die Luftsäcke nach der Beschreibung Zuckerkandls (35) jenen des Pferdes sehr ähnlich sind, muss ich auf eine Angabe Peters eingehen, welche geeignet wäre, die Hypothese Francks zu stützen und — wenigstens inbetreff des Tapirs — meinem Einwand, zur Funktion des Luftsackes als Resonator für die Analyse verschiedener Geräusche gehöre eine eigene Muskulatur, den Boden zu entziehen.

Peter beschreibt nämlich bei einem „ziemlich ausgewachsenen Fetus, Spirituspräparat“, von *Tapirus americanus*, Kopf-Steisslänge 45 cm, einen Muskel, der sich an der Wand des Luftsackes inserieren soll. Da ich nach seiner Beschreibung und Abbildung die Zugehörigkeit dieses Muskels zum Luftsack bezweifle, zitiere ich vorerst Peters Ausführungen darüber: „Wenn man das linguale Ende des grossen Zungenbeinhornes vorsichtig zurückgelegt hat (wie die Abbildung zeigt), so sieht man einen deutlich abgegrenzten Muskel von 1,7 mm Breite und 8 mm Länge an die hintere und mediale Wand des Säckchens herantreten. Der Muskel kommt von dem oberen Rande resp. der medialen Fläche des temporalen Zungenbeinabschnittes, bildet zuerst einen kleinen, rundlichen Muskelbauch und inseriert sich fächerförmig an der hinteren und medialen Wand des Luftsackes. Einige Fasern laufen von der Insertionszone nach der Seitenwand des Schlundkopfes hin. Diese sind bei der Entfernung des letzteren abpräpariert worden. Der Muskel vermag nach der

Richtung seiner Fasern zu urteilen, den Tubenanhang des Tapirs, und zwar speziell dessen mediale Abteilung zum Zungenbeinast zu ziehen, d. h. nach hinten und oben zu erweitern. Man kann diesen Muskel mit dem Stylo-pharyngeus h. homologisieren. Beim Pferde beginnt der entsprechende Muskel am unteren Ende des temporalen Teils des grossen Zungenbeinhornes und geht auf dessen medialer Seite zur Seitenwand des Schlundkopfes. G ü n t h e r bezeichnet ihn als Erweiterer der Rachenhöhle. Demnach wäre auch eine funktionelle Übereinstimmung beider Muskeln festgestellt. Die Faserbündel, welche der in Rede stehende Muskel des Tapirs über den Luftsack hinweg nach der Seitenwand des Rachens hinschickt, dürften schliesslich jeden Zweifel über die Homologie mit dem Stylo-pharyngeus beseitigen. Der Muskel, welcher beim Pferde Erweiterer der Rachenhöhle ist, wird beim Tapir gleichzeitig Erweiterer oder Spanner des Luftsackes.“

Da ich bisher noch keine Gelegenheit hatte, einen Tapir zu zergliedern, so wird es befremden, dass ich es unternehme, eine positive Angabe in Zweifel zu ziehen. Es könnte auch zu der Missdeutung Anlass geben, dass ich, um quasi fanatisch alles beiseite zu schaffen, was für die von mir als unhaltbar bezeichnete Resonatortheorie sprechen würde, mich nicht scheue Tatsachen zu bekämpfen.

Wenn ich aber hinzufüge, dass ich selbst vor längerer Zeit bei der zu anderen Zwecken durchgeführten Untersuchung eines Pferdefetus, Spirituspräparat, ca. 40 cm lang — damals noch ohne Kenntnis der Ausführungen P e t e r s über den betreffenden Muskel des Tapirs — zu einem ähnlichen Resultate gekommen zu sein glaubte, so dürften meine Ausführungen in einem anderen Licht erscheinen. Ich würde es begrüßen, wenn sich mir oder anderen Gelegenheit böte, in dieser Hinsicht durch Nachprüfung an einem Präparat Klarheit zu schaffen.

Ich fand also bei jenem erwähnten Pferdefetus, dass der M. stylo-pharyngeus, der nach Ursprung, Form, Grösse und Faserrichtung dem von Peter beim Tapir beschriebenen und abgebildeten fast genau entsprach, sich wie dieser, etwas fächerförmig werdend, scheinbar am Luftsack inserierte und erst von da zur Seitenwand der Rachenhöhle zog. Dies schien mir so auffallend, dass ich sofort nachprüfte, wobei ich konstatieren konnte, dass die Muskelfasern nicht in die Luftsackwand ausstrahlten, sondern längs dieser weiterzogen und sich zum Schlundkopf begaben. Allerdings lag der Muskel nicht der medialen Seite der Luftsackwand an, wie dies Peter beim Tapir beschreibt, sondern der ventrolateralen. Wenn man aber berücksichtigt, wie leicht sich die Wände eines freipräparierten häutigen Sackes verschieben lassen, so wäre auch in dieser Hinsicht ein Irrtum leicht möglich.

Ich glaube also, dass es sich auch beim Tapir nicht um einen eigenen Muskel des Luftsackes handelt, der dem M. stylo-pharyngeus

homolog wäre, sondern dass dieser Muskel der M. stylo-pharyngeus selbst ist.

In dieselbe Gruppe von Hypothesen wie die vorige gehört auch jene, welche von Girard (9) vertreten und von mehreren älteren Autoren akzeptiert worden ist und den Luftsäcken die Aufgabe zuwies, „das Hören der eigenen Stimme zu unterstützen“. Girard und seine Anhänger zeigten dadurch, dass sie die beim Menschen als so lästig empfundene Autophonie für das Pferd als nützlich befunden haben.

Zweite Gruppe der Theorien (Respiration, Phonation).

Aber auch in der zweiten Gruppe von Hypothesen, nach welchen die Luftsäcke als Hilfsapparate bei der Atmung angesehen werden, finden wir den letztgenannten Autor (Girard [9]) vertreten, der ihnen nebst der in der vorigen Gruppe erwähnten noch eine zweite Aufgabe zuwies, nämlich die, der Stimme des Pferdes beim Wiehern die ihr eigentümliche Klangfarbe zu verleihen. Dieser zweite Teil der Girard'schen Hypothese ist in anatomisch-physiologischer und physikalischer Hinsicht unhaltbar und wurde auch nirgends akzeptiert. Eine sehr einfache Widerlegung liegt in der Angabe Collins (4), dass „nach Eröffnung der Luftsäcke das Wiehern des Hengstes beinahe seinen gewöhnlichen Charakter beibehält.“

Eine andere Hypothese, welche hierher gehört, hat sich trotz der Energie, mit der sie von ihrem Urheber Perosino (23) und seinen Schülern verfochten wurde, nicht aufrecht erhalten lassen. Ich konnte die Originalarbeit Perosinos nicht einsehen, fand aber seine Untersuchungen und Schlüsse angeführt von Aprato und Dominici (1), welche seine Versuche fortsetzten und erweiterten, ferner von Prangé (27), von Prince (28), von K. Günther (10), welcher Perosinos Experimente nachprüfte, seine Resultate aber nicht bestätigte und endlich von F. Müller (20).

Perosino stach am lebenden Pferde durch den M. jugulo-hyoideus hindurch den an dessen medialer Seite liegenden Luftsack an und führte durch die Öffnung den rechtwinkelig abgebogenen Schenkel einer gläsernen U-Röhre ein, in deren nach abwärts gerichteter Krümmung sich etwas Flüssigkeit befand. Perosino beobachtete nun, dass sich die Flüssigkeit während der Inspiration gegen den Luftsack hin bewege, während der Expiration aber in der entgegengesetzten Richtung und schloss daraus, der Luftsack werde durch den Expirationsstrom mit Luft gefüllt und entleere diese Luft während der Inspiration. Dies diene einesteils dazu, die kalte Inspirationsluft durch Vermischung mit der während der Ausatmung in den Luftsäcken angesammelten warmen Expirationsluft vorzuwärmen, andernteils aber werde durch diese Vermischung die Inspirationsluft sauerstoffärmer gemacht und dadurch einer eventuellen Schädigung der Lunge durch allzu heftige Oxydationsvorgänge (besonders während des Laufens) vorgebeugt!

Er und seine Schüler suchten diese etwas eigentümliche Theorie noch durch verschiedene Experimente zu stützen, deren Beschreibung zu weit führen würde. Es genügt, zwei Argumente anzuführen, um ihre Unhaltbarkeit darzutun (wobei ich die „heilbringende“ Wirkung der Verminderung der Oxydationsvorgänge selbstverständlich nicht berücksichtige): Erstens übertrifft die Kapazität der Pferdungen jene der Luftsäcke so gewaltig, dass die geringe Menge der in den Luftsäcken zurückgehaltenen Expirationsluft kaum eine nennenswerte physikalische Änderung der Inspirationsluft erzeugen könnte, wenn sie sich mit ihr vermischen würde. Zweitens ist die Tubenrachenöffnung im normalen Zustande so vollständig geschlossen — worauf ich später noch einmal zurückkommen werde —, dass der von Perosino angenommene Luftaustausch schon durch diese anatomische Einrichtung unter normalen Verhältnissen unmöglich erscheint.

Die an sich richtige Beobachtung Perosinos findet ihre einfachste Erklärung darin, dass während der Inspiration ein verminderter, während der Expiration ein vermehrter Luftdruck in der Rachenhöhle herrscht. Die gegen diese normalerweise abgeschlossenen Luftsäcke liegen der dorsalen Wand der Rachenhöhle direkt an und akkomodieren sich den jeweils in ihr herrschenden Luftdruckverhältnissen durch Erweiterung bzw. Verengung ihres Hohlraumes. Dies wurde naturgemäss durch entsprechende Schwankungen der Flüssigkeitssäule in der von Perosino als Manometer mit dem Luftsack in Verbindung gebrachten U-Röhre zum Ausdruck gebracht.

Durch eine einfache Erwägung hätte Perosino vor seinen Trugschlüssen bewahrt werden können: wenn die Luft in den Luftsäcken wirklich bei der Ein- und Ausatmung in einem lebhaften Austausch mit der Atmungsluft stehen würde, so wären doch nicht bloss Schwankungen der Flüssigkeitssäule erfolgt, sondern sie hätte sicher bei der Expiration mit Macht aus der Röhre geblasen, bzw. bei der Inspiration in den Luftsack eingesaugt werden müssen.

In neuester Zeit hat Fish (6) die Versuche Perosinos unter Benützung von Schreibmanometern wiederholt und ist zu denselben Resultaten gekommen. Er nimmt merkwürdigerweise noch immer eine beständig offene Kommunikation der Luftsäcke mit der Rachenhöhle an. Über den Zweck und die Funktion der Luftsäcke bildet er sich keine eigene Ansicht, sondern er meint bloss, dass die Füllung des Luftsackes, der Tuba und des Mittelohres mit körperwarmer Luft offenbar einen Vorteil für das Tier biete. Ein weiterer Vorteil sei es, dass die Säcke bei der Inspiration entleert werden und es so der Atmungsluft ermöglichen, den Pharynx frei zu passieren.

Rüdinger (29) hielt den Luftsack für einen „mechanischen Expirations-Hilfsapparat, wesentlich bestimmt für die Nasenhöhle“. Er schrieb darüber:

„Seitdem ich mich mit dieser Frage beschäftige, habe ich die Pferde bei jenem eigentümlichen Vorgang, der von den Tierärzten „Schnaubern“ genannt wird, beobachtet. Zunächst streckt das Pferd den Kopf, wie es scheint, um den Raum zwischen Kopf und Wirbelsäule zu erweitern, d. h. die Luftsäcke in der Spalte zwischen Schlundkopf und Wirbelsäule

zur starken Füllung zu bringen; dann wird der Kopf stark gebeugt, wobei die Luftsäcke zwischen der Schädelbasis und der Wirbelsäule gedrückt werden müssen. Hierbei tritt das Schnaubern auf. Die Nasenhöhle scheint durch diesen Vorgang von Schleim und fremden Körpern befreit zu werden.“

Nebenbei sei bemerkt, dass Rüdinger die Tubenrachenmündung, entgegengesetzt den Meinungen der „Tierärzte“, für normalerweise stets offenstehend hielt.

Rüdingers Ansicht, die Reinigung der Nasenhöhle sei mit ein Zweck der Luftsäcke, braucht nicht erst besonders widerlegt zu werden, da zur Erzeugung eines kräftigen, hiezu geeigneten Luftstromes doch nicht gerade ein eigener Apparat notwendig wäre. Dass aber beim Schnaubern, dessen Begleiterscheinungen Rüdinger so trefflich geschildert und in anatomischer Hinsicht einleuchtend gedeutet hat, die Luftsäcke mitbeteiligt sind, daran möchte ich nicht zweifeln. Die Bedeutung des Schnauberns dürfte wohl darin zu suchen sein, dass die Pferde sich hiebei des in den Luftsäcken angesammelten, von den Eigendrüsen ihrer Schleimhaut stammenden Sekretes entledigen. Dies erhellt am besten daraus, dass das Schnaubern am häufigsten nach Arbeitsleistungen, sowie bei Erregungszuständen beobachtet werden kann, also unter Umständen, welche einen vermehrten Blutzuffluss und damit eine erhöhte Sekretion im Bereiche der Luftsackschleimhaut begreiflich erscheinen lassen.

Der Vollständigkeit halber erwähne ich noch die von Aprato und Dominici (1) zitierte eigentümliche Ansicht Bossis, die Luftsäcke seien unter anderem dazu bestimmt, den Stoss der Luft gegen die Bronchien und Lungenbläschen beim schnellen Lauf der Pferde zu mildern, halte es aber nicht für notwendig, auf sie des Näheren einzugehen.

Dritte Gruppe der Theorien (Mechanik).

In der dritten und letzten Gruppe der Hypothesen, nach welchen den Luftsäcken mechanische Funktionen zugeschrieben werden, finden wir die Ansicht Prangés (27). Er hielt die Luftsäcke für elastische Kissen zur Milderung der Stösse, welche den Kopf der Pferde bei Bewegungen erschüttern, führte aber keine Gründe dafür an, warum gerade bei diesem Tier eine Stossmilderung notwendig sein sollte.

Bei F. Müller (20) und anderen Autoren findet sich die Angabe, den Luftsäcken würde von manchen — Namen sind nicht genannt — die Bestimmung zugewiesen, das Gewicht des Kopfes (z. B. beim Schwimmen) zu erleichtern. Auch hierfür sind keine Begründungen angeführt. Prince (28) nahm an, dass die Luftsäcke gegenseitige Verschiebungen der um sie gelagerten beweglichen Gebilde erleichtern sollten. Infolge ihrer schlüpfrigen Innenfläche hätten sie eine ähnliche Aufgabe, wie die serösen Häute der Körperhöhlen. Es würden die Bewegungen des Pharynx und Larynx, des Gaumensegels, Zungengrundes, Zungenbeins, ja sogar des ganzen Kopfes begünstigt. Diese Funktion der Luftsäcke könne sich um so ausgiebiger äussern, als sie noch durch die Möglichkeit bedeutender Volumsveränderungen der Luftsäcke unterstützt werde. Warum aber gerade das Pferd es notwendig habe, durch die Erleichterung dieser Bewegungen eine Ausnahmsstellung gegenüber den anderen Tieren zu geniessen, versäumte auch dieser Autor anzuführen.

Andere, halbwegs ernst zu nehmende Ansichten über mechanische Funktionen der Luftsäcke konnte ich nicht auffinden. Auffällig ist bei den Hypothesen dieser Gruppe der Umstand, dass keiner ihrer Autoren es versuchte, eine Begründung für sie zu finden, während andererseits auch nirgends ein Widerspruch gegen sie erhoben wird, im Gegenteil, so ziemlich die

meisten Forscher erkennen den Luftsäcken mechanische Leistungen als Nebenfunktionen zu.

II. Wege zur Erforschung der Luftsackfunktionen.

Lavocat (s. S. 506) war der einzige, welcher es versuchte, für seine Hypothese eine Stütze im anatomischen Bau des Pferdes zu finden. Wenn auch die Voraussetzung für sie — die angeblich besonders geringe Entwicklung der Cellulae mastoideae — nicht stichhaltig ist, so ist von ihm doch wenigstens der Weg angedeutet worden, welchen man einschlagen soll, wenn man so ganz besondere, von der Norm abweichende Organteile eines Tieres ihrem Zweck und ihrer Funktion nach erforschen will. Alle anderen Autoren nahmen das Vorhandensein der Luftsäcke als Prämisse an und wollten daraus den Zweck und die Funktion ableiten. Bei Organen, die nach Form und Bau, sowie nach ihren offensichtlichen Beziehungen zu anderen Organen leicht zu deuten sind und welche eventuell sogar einen Teil ihrer Funktion sinnfällig manifestieren, kann man wohl auf diese Weise zum Ziel gelangen. So sind wir z. B. imstande, die Aufgabe der Wiederkäuervormägen richtig zu deuten, wenn wir ihre Beschaffenheit und ihren Zusammenhang mit den Verdauungsorganen berücksichtigen und mit den Beobachtungen zusammenhalten, welche wir beim Akte des Wiederkauens machen können.

Anders bei den Luftsäcken: ihre Form, ihr Bau und ihre Beziehungen zu anderen Organen lassen nicht ohne weiteres auf spezielle Leistungen schliessen, ihre Betätigung ist der direkten Beobachtung ganz entzogen und wir haben gesehen, dass auf dem genannten Wege absolut keine befriedigende Deu-

tung gefunden werden konnte. Mir erschien der andere Weg aussichtsvoller: anatomische Besonderheiten des Pferdes zu suchen, welche als Anpassung an besondere physiologische (event. biologische) Verhältnisse zu deuten wären und so das Vorhandensein, den Zweck und die Funktion derart besonderer Gebilde, wie es die Luftsäcke sind, aufklären könnten. Ich bin diesen Weg gegangen und zu dem Resultat gekommen, dass die Luftsäcke der Equiden mechanischen Funktionen dienen.

Um dies zu begründen, muss ich weiter ausholen und anatomische, sowie physiologische, ja sogar biologische Punkte behandeln, von denen einige nicht einmal in einem direkten Zusammenhang mit der Luftsackfunktion stehen, jedoch andere Eigentümlichkeiten erklären, die erst zur Deutung der Luftsäcke führen. So hoffe ich durch den Nachweis des gegenseitigen Ineinandergreifens der verschiedenen Verhältnisse auf die Frage nach dem Zweck und der Funktion der Tubendivertikel eine befriedigendere Antwort gefunden zu haben, als es die früheren waren.

III. Bedingungen für die Grössen- und Formänderungen der Luftsäcke.

Vor allem müssen die Luftsäcke selbst besprochen werden. Sie sind bis zu einem gewissen Grade veränderliche Gebilde, welche ihre Grösse und Form bei einem und demselben Tiere unter verschiedenen Umständen wechseln und in dieser Hinsicht wesentlich vom Verhalten ihrer Umgebung abhängen. Dies ist deshalb der Fall, weil ihre Wände im Bereich des bei weitem grösseren Teiles ihres Umfanges sehr weich, locker mit der Umgebung verbunden, demnach sehr anpassungsfähig

sind; dann weil ihre Nachbargebilde ihre gegenseitigen Lagebeziehungen in mannigfaltiger Art wechseln können; endlich, weil ihr Inhalt (abgesehen von dem Schleim, der die Innenseite überzieht) normalerweise aus Luft besteht, deren Menge und Volumen wechseln. Die Änderung der Menge der Inhaltsluft wird dadurch ermöglicht, dass die Luftsäcke in einer zeitweilig offenen Verbindung mit der Rachenhöhle stehen; die Änderung des Volumens (bei gleicher Menge derselben) dadurch, dass sie sich bei unterbrochener Kommunikation dem Druck anpasst, der auf die Luftsäcke von seiten ihrer Umgebung ausgeübt wird.

Die Luftsäcke werden sich naturgemäss dann verkleinern, wenn der von ihnen ausgefüllte Raum durch gegenseitige Annäherung der Nachbargebilde verengt wird. Die Drucksteigerung, welcher ihre Innenluft hierbei ausgesetzt ist, kann durch deren teilweise Entleerung in die Rachenhöhle beseitigt werden. Eine Vergrösserung der Luftsäcke erfolgt unter den entgegengesetzten Bedingungen: die Nachbargebilde entfernen sich voneinander, die Luftsackwände entfalten sich und der Druck der Innenluft wird verringert, kann aber eventuell teilweise durch Aspiration von Luft aus der Rachenhöhle ausgeglichen werden.

Der Raum, welchen die Luftsäcke ausfüllen, wird in seinen Dimensionen hauptsächlich durch die jeweils geänderten gegenseitigen Stellungs- bzw. Lagebeziehungen zwischen folgenden Teilen beeinflusst: Kopf und Hals (Streckung und Beugung); Schädel und Unterkiefer (Kieferschluss und Öffnung); Kehlkopf nebst Luftröhre, Pharynx nebst dem Anfangsteil des Ösophagus, Zungenbein einerseits und Kopf, Hals, Unterkiefer andererseits; Kehlkopf und Luftröhre; Kehlkopf und Zungenbein; Kehlkopf und Pharynx; Schild- und Ringknorpel des Kehlkopfes; endlich zwischen den einzelnen Bestandteilen des Zungenbeines. Die Änderung der Beziehungen wird sich selbstverständlich fast nie auf jene Teile allein beschränken, welche in einem oder dem anderen angeführten Punkte genannt sind,

sondern es werden infolge des innigen Konnexes regelmässig Kombinationen eintreten. Es würde zu weit führen und wäre überflüssig, sie alle zu berücksichtigen. Nur die wichtigeren sollen hier besprochen werden.

Bei den bisher durchgeführten anatomischen Untersuchungen der Luftsäcke und den hierbei gezogenen Schlüssen liessen die Autoren die innigen Beziehungen der Luftsäcke zu den Nachbarteilen meistens insofern ausser acht, als sie dazu jeweils einen Kopf verwendeten, der vom Hals abgetrennt war, oder einen Kopf im Zusammenhang mit einem Stück des Halses, ohne in Betracht zu ziehen, dass z. B. schon die Durchschneidung der Luftröhre einen für die zu untersuchenden Beziehungen wichtigen Faktor wesentlich alteriert. Ich habe deshalb meine an derart abgetrennten Objekten gefundenen Resultate, soweit dies möglich war, durch Untersuchungen an ganzen Kadavern kontrolliert bezw. die Verhältnisse nach Tunlichkeit so rekonstruiert, dass sie jenen am ganzen Kadaver glichen. Auch eine andere Fehlerquelle, die Totenstarre, suchte ich auszuschalten, indem ich entweder an ganz frischen Kadavern oder an solchen, bei denen die Muskeln wieder weich geworden waren, Kontrolle übte. Auf diese Weise konnte ich, wie aus meinen weiteren Ausführungen zu ersehen ist, z. B. konstatieren, dass Peters Behauptung: „... jedoch müssen die Anhänge (es sind die Luftsäcke gemeint) bei jeder Kopfhaltung in der Medianebene des Pferdes immer dieselben charakteristischen Formen annehmen“, keine uneingeschränkte Gültigkeit haben kann.

Vor der Schilderung des Einflusses, welchen die genannten Beziehungsänderungen auf die Grösse und Form der Luftsäcke ausüben, sollen in grossen Zügen — ohne Berücksichtigung der weniger wichtigen Details (Gefässe, Nerven, Lymphknoten etc.) — die Begrenzungen jenes Raumes angeführt werden, welcher von den Luftsäcken okkupiert wird. Ich will zunächst von der Voraussetzung ausgehen, dass Kopf und Hals, sowie Hals und Rumpf sich in gestreckter Stellung befinden und dass die Kiefer geschlossen sind.

IV. Begrenzungen des von den Luftsäcken eingenommenen Raumes.

Der genannte Raum wird dorsal hauptsächlich durch die aborale Partie der Schädelbasis, das Kopfgelenk und die Ventralseite des ersten und zweiten Halswirbels, sowie durch die diesen Teilen ventral anliegenden Gebilde begrenzt. Diese Begrenzung beginnt oral an der Ansatzstelle der dorsalen Pharynxwand (ca. 3 cm vor dem Tuberculum pharyngeum) und erstreckt sich kaudal bis (ca. 3 cm) vor das kaudale Ende des Epistropheus. An beiden Seiten reicht sie in ihrem oralen Anteil bis an die der knorpeligen Tube lateral anliegenden Mm. levator et tensor veli palatini, in ihrem aboralen Anteil bis an den Grund des Processus jugularis und an die Parotis. Von den der dorsalen Begrenzung ventral anliegenden Gebilden tragen die Kopfbeuger am meisten zu deren Gestaltung bei, indem sie von ihrer Ansatzstelle am Tuberculum pharyngeum, welches in beträchtlicher Distanz oral vom Kopfgelenke liegt — anfangs schmal, später sich ausbreitend — über die Ventralseite des Kopfgelenkes und der Halswirbel caudal ziehen. Die Kopfbeuger bilden oral, solange sie noch schmal sind, eine ziemlich hohe, ventral gerichtete mediane Vorragung der dorsalen Begrenzung. Oral geht diese Begrenzung am Ursprungsteil der dorsalen Pharynxwand, aboral an der Ventralseite des Epistropheus — an den sich hier ausbreitenden und abflachenden Kopfbeugern — in die ventrale über.

Lateral wird der Raum jederseits vom M. pterygoideus medialis, dem aboralen Teil des Unterkieferastes und des Stylohyoideus, des M. jugulohyoideus, M. jugulomandibularis, M. digastricus (aboraler Bauch) und der Ohrspeicheldrüse¹⁾ begrenzt.

¹⁾ Die Ohrspeicheldrüse ist an ihrer medialen Seite an jener Stelle, wo sie sich dem Grunde des Ohrmuschelknorpels nähert, von diesem durch den

Die ventrale Begrenzung kommt hauptsächlich so zustande, dass die im allgemeinen schräg kaudoverstral gerichtete dorsale Pharynxwand sich in ihrem Verlaufe gegen den Oesophagus immer mehr den Kopfbeugern nähert. Schliesslich geht sie, dem Kehlkopf aufliegend in den Oesophagus über, dessen Anfangsteil am Kaudalende der Ringknorpelplatte des Kehlkopfes die Kopfbeuger erreicht. An dieser Stelle findet also der kaudale Übergang der ventralen in die dorsale Begrenzung statt (wie erwähnt, ca. 3 cm vor dem kaudalen Ende des Epistropheus). Die dorsale Pharynxwand verläuft jedoch nicht in gerader Richtung, sondern verhält sich folgendermassen: Unmittelbar an der Schädelbasis kann man eigentlich überhaupt nicht von einer dorsalen Wand des Pharynx sprechen, denn da stossen die beiden Seitenwände — sich kaudal unter einem spitzen Winkel nähernd — derart zusammen, dass eine tiefe mediane Furche entsteht, welcher wieder eine gegen die Luftsäcke gerichtete und zwischen sie etwas eindringende Kante entspricht. Die Seitenwände besitzen hier als Grundlage die breiten Knorpelplatten (Deckklappen) der Tuben und werden durch sie gegen die Rachenhöhle vorgewölbt. Die an Stelle der dorsalen Wand vorhandene Furche ist ca. 3 cm oral vom Tuberculum pharyngeum am Keilbeinkörper befestigt. Sie geht in leicht oroventraler Richtung von der Schädelbasis ab und ist ungefähr 3 cm lang. In dieser Distanz von der Schädelbasis tritt erst eine wirkliche dorsale Wand auf, indem die Seitenwände dorsal ineinander übergehen. Die dorsale Wand verläuft nun kaudoverstral bis zum Eingang in den Oesophagus. Aber auch in diesem schrägen Verlauf ändert sie ihre Richtung, indem sie sich in der Höhe der Aryknorpel noch mehr caudal wendet. (Letzteres ist durch die Anpassung an den

Luftsack, welcher sich hier ausbuchtet, getrennt. An die laterale Seite dieser Ausbuchtung legt sich der Griffelfortsatz des Muschelknorpels an, was schon früher erwähnt worden ist (Franck (7).

Kehlkopf bedingt.) Bis zu den Aryknorpeln ist sie gegen die Rachenhöhle verschieden stark — je nach dem Füllungsgrade der Luftsäcke bzw. je nach dem in ihnen herrschenden Luftdruck — vorgewölbt, wobei eine mediane Furche die Grenze zwischen beiden Luftsäcken andeutet.

Durch die zweimalige Richtungsänderung entsteht einerseits ventral vom Keilbeinkörper der Recessus pharyngeus, andernteils in der Höhe der Aryknorpel eine oroventral gerichtete Vorwölbung der dorsalen Pharynxwand. Recessus und Vorwölbung beeinflussen die Form des von den Luftsäcken eingenommenen Raumes in entsprechender Weise.

Die ventrale Begrenzung wird auf beiden Seiten noch durch die Unterkieferspeicheldrüsen und durch jene dorsalen Partien des Kehlkopfes ergänzt, welche nicht vom Pharynx bzw. vom Anfangsteil des Oesophagus bedeckt sind (die Seitenteile der Platte und die in diese übergehenden Enden des Reifes des Ringknorpels, die kaudalen Hörner des Schildknorpels und die zugehörigen Muskeln).

In den von den angeführten Gebilden begrenzten Raum ragen die kaudalen Teile der Stylohyoide an der ventrolateralen Seite derart empor, dass ihre beiden, in einem scharfen, dorsalen Rand zusammenstossenden Seitenflächen und die zugehörigen Muskelpartien jederseits eine ventrolateral gerichtete kleinere, dorsomedial mit dem Gesamtraum kommunizierende Abteilung abspalten (Peter [25] und vor ihm Müller [19]¹⁾ und v. Paumgartten [22]²⁾).

Den ganzen Raum füllen die beiden Luftsäcke, sich den

¹⁾ Müller (19), „Durch den grossen Zungenbeinast bekommt der Luftsack einen tiefen Eindruck, so dass er über demselben nach aussen zu eine bedeutende Erweiterung bildet.“ In der zweiten (1871) und dritten Auflage (20) fehlt diese Bemerkung.

²⁾ v. Paumgartten (22), „Der ganze Luftsack wurde, wie erwähnt, durch den grossen Ast des Zungenbeines in zwei Abteilungen gebracht und zwar in eine vordere obere kleinere und hintere untere grössere“ usw.

Begrenzungen anschmiegend, derart aus, dass sie sich allen Veränderungen mit Leichtigkeit anpassen können.

Der knorpelige Anteil der Ohrtrumpete des Pferdes ist durch Vermittlung der Fibrocartilago basilaris an der Schädelbasis quasi festgewachsen, ihre Schleimhaut buchtet sich von hier als Luftsack nach allen Seiten ventral aus und nur das ca. 3,5 cm lange pharyngeale Ende der Tube ist in diese Ausbuchtung nicht einbezogen. Die Schleimhaut der Luftsäcke ist an der Schädelbasis und an den aboralen Partien der in das Luftsacklumen hineinragenden Stylohyoide (soweit diese nicht von Muskeln bedeckt sind) innig mit der Unterlage verbunden und deshalb nur minimal verschiebbar. An allen anderen Stellen ist ihre Verbindung mit der Umgebung locker. In der Medianebene berühren sich die medialen Wände des rechten und linken Luftsackes zwischen der Schädelbasis, den Kopfbeugern und der aboralen Pharynxwand und bilden dort ein leicht trennbares Doppelblatt.

V. Grössen- und Formänderungen durch Wechsel der gegenseitigen Beziehungen der Umgebung.

A. Im Allgemeinen.

Eine gegenseitige Annäherung und Entfernung der beschriebenen Nachbargebilde der Luftsäcke und damit eine Verengerung bzw. Erweiterung ihres Fassungsraumes kann folgendermassen stattfinden: die Schädelbasis begibt sich bei einer Beugung im Kopfgelenk in eine Winkelstellung zur Ventralseite der Halswirbel, so dass der orale Anteil der dorsalen Begrenzung dem aboralen genähert wird. Dies prägt sich noch

deutlicher an den Kopfbeugern aus, weil hier die winkelige Abknickung der dorsalen Begrenzung — entsprechend dem Ansatz dieser Muskeln am *Tuberculum pharyngeum* — schon viel weiter oral erfolgt. Durch die Beugung von Kopf und Hals wird somit die dorsale Begrenzung verkürzt, durch die Streckung, bei welcher der Vorgang in entgegengesetzter Weise erfolgt, wird sie verlängert.

Bei den lateralen Begrenzungen kommt in Betracht, dass die beiden Unterkieferäste sich gegenseitig gar nicht nähern oder voneinander entfernen können und dass die an diesen Begrenzungen teilnehmenden Muskeln nur insofern selbständig zu einer bezüglichen Form- und Grössenveränderung beitragen, als sie ihre Form je nach ihrem Kontraktions- oder Erschlaffungs- zustande ändern. Dagegen können die kaudalen Teile dieser Begrenzungen bis zu einem gewissen Grade ausgebuchtet oder eingezogen werden, was mit den Luftdruckverhältnissen im Luftsackraum variiert, aber auch von dem Umstand wesentlich beeinflusst wird, dass der kaudale Rand der Unterkieferäste dem Atlas unter verschiedenen Verhältnissen mehr oder weniger nahesteht und somit eine seitliche Ausbuchtung bzw. Einziehung einschränkt oder fördert.

Wenn der genannte Rand in maximaler Distanz vom Atlas steht (ganz gestreckte Kopfhaltung, Kieferschluss), so wird der kaudale Anteil der seitlichen Begrenzungen der Luftsäcke straff gespannt und so eine nennenswerte Ausbuchtung oder Einziehung derselben fast unmöglich gemacht. In dieser Hinsicht kann aber auch dadurch eine gewisse Einschränkung eintreten, dass der Unterkiefer den Halswirbeln ad maximum genähert wird (Kopfbeugung, event. dazu Kieferöffnung) und so eine Art von Pressung der zwischen ihren Rändern befindlichen Weichgebilde entsteht, welche die Möglichkeit ihres seitlichen Nachgebens vermindert. Infolgedessen wird eine Mittelstellung, welche noch einen genügend grossen Raum zwischen dem Kaudalrand des Unterkieferastes und dem Atlas freilässt und eine gewisse Schlaffheit der kaudalen Anteile der seitlichen Luftsackbegrenzungen hervorruft, die erwähnten Veränderungen am meisten begünstigen.

Die bisher angeführten Modalitäten der gegenseitigen Annäherung und Entfernung jener Gebilde, welche den von den

Luftsäcken eingenommenen Raum begrenzen, haben gewiss einen Einfluss auf die Grösse und Form derselben, sind aber nicht so wesentlich, wie die nunmehr zu erläuternden Änderungen in den Lagebeziehungen der ventralen zur dorsalen Begrenzung. Es wurde bereits betont, dass die ventrale Begrenzung hauptsächlich von der dorsalen Pharynxwand gebildet wird und dass diese in der Nähe der Aryknorpel eine Vorwölbung gegen die Rachenhöhle bildet, hervorgerufen durch ihre Anpassung an den Kehlkopf. Die dorsale Pharynxwand erreicht nämlich den in die Rachenhöhle ragenden Kehlkopf an den Dorsalrändern der Aryknorpel. Sie schmiegt sich dann an die kaudalen Abschnitte dieser Ränder, welche (bei einer Mittelstellung des Kehlkopfes) mehr kaudal geneigt sind als die kraniale Partie der dorsalen Pharynxwand und deshalb muss der dem Kehlkopf anliegende kaudale Teil derselben dieser Neigung folgen. :

B. Beziehungen des Kehlkopfes zum Grössen- und Formwechsel der Luftsäcke.

Der Kehlkopf ist jedoch sowohl einem Formwechsel als auch einem Wechsel in Bezug auf seine Lage und Stellung gegenüber der Schädelbasis, den Halswirbeln und dem Unterkiefer unterworfen, welchem sich der mit ihm verbundene Pharynx sowohl im ganzen als auch besonders in Betreff seiner dorsalen Wand anpassen muss. Nachdem aber diese den grössten Teil der ventralen Begrenzung des von den Luftsäcken eingenommenen Raumes darstellt, so ist dieser Form-, Lage- und Stellungswechsel für die Grösse und Form der Luftsäcke von wesentlicher Bedeutung. Deshalb soll auf ihn näher eingegangen werden.

Die Seitenbewegungen des Kehlkopfes kommen hier wegen ihrer Kleinheit nicht in Betracht und können vernachlässigt

werden. Dagegen müssen die Bewegungen in der Medianebene, sowie — wegen ihrer innigen Beziehungen zu jenen des Kehlkopfes — die Exkursionen des Zungenbeines in den Bereich dieser Besprechung gezogen werden. Der Formwechsel des Kehlkopfes entsteht durch gegenseitige Beziehungsänderungen seiner Knorpel. Hier sollen nur jene angeführt werden, welche einen Einfluss auf den Raum der Luftsäcke haben und diese nur mit wenigen Worten, da sie nichts Besonderes gegenüber denen vieler anderer Säuger bieten. Der Schildknorpel kann gegen den Ringknorpel und die mit diesem verbundenen Giesskannenknorpel hauptsächlich derart bewegt werden, dass er um eine durch die Gelenksenden seiner aboralen Hörner gezogen gedachte Querachse in der Medianebene rotiert. Selbstverständlich erfolgt diese Bewegung des Schildknorpels nur, wenn der Ringknorpel fixiert ist. Ist dagegen der erstere fixiert, so wird die Rotation vom Ringknorpel ausgeführt. Ausser dieser Beziehungsänderung kommt hier noch jene in Betracht, welche infolge der Bewegungen der Giesskannenknorpel gegenüber dem Ringknorpel dadurch entsteht, dass die ersteren in annähernd sagittaler Richtung vor- und zurückgleiten. Der infolge dieser Beziehungsänderungen der Knorpel hervorgerufene Formwechsel des Kehlkopfes wird einen Einfluss auf die Form der ventralen Begrenzung des Raumes der Luftsäcke haben, indem nämlich die durch Anpassung an den Kehlkopf bedingte Vorwölbung der dorsalen Pharynxwand je nach der Form desselben modifiziert wird.

Über den Lage- und Stellungswechsel des Kehlkopfes ist Folgendes hervorzuheben: der Kehlkopf bewegt sich gegen seine Umgebung hauptsächlich in einer Medianebene und zwar derart, dass er entweder in toto — gleichsam nach Schlittenart — in irgendeiner Richtung verschoben wird (Lagewechsel) oder dass er partiell fixiert bleibt und dann um eine ideale Achse rotiert (Stellungswechsel). Beide Arten der Bewegung treten fast stets

in Kombination auf, wobei die eine oder die andere vorwiegt. Sie sind betreffs ihrer Ausgiebigkeit von verschiedenen Faktoren abhängig, hauptsächlich:

1. von dem für sie zur Verfügung stehenden Raum;
2. von den Gelenken, Bändern und Knorpeln, welche den Kehlkopf entweder unmittelbar oder
3. durch Vermittlung des Zungenbeines mit anderen Teilen verbinden¹⁾;
4. von den Muskeln, welche — abgesehen von ihrer aktiven Wirkung — sich an diesen Verbindungen passiv beteiligen;
5. von den gegenseitigen Beziehungen der Umgebung und endlich
6. von den auf den Kehlkopf und auf das Zungenbein wirkenden Muskeln.

Ad 1.

Der für die Exkursionen des Kehlkopfes der Equiden zur Verfügung stehende Raum ist relativ sehr gross und würde ihm eine weitgehende Bewegungsmöglichkeit in der Medianebene bieten, wenn der Kehlkopf nicht durch seine Verbindungen an der vollen Ausnützung derselben gehindert würde. Der Kehlkopf könnte nämlich aus seiner tiefsten Lage bis zur Schädelbasis gehoben und längs derselben kaudal bis an die ventrale Epistropheusfläche, oral bis zum Kaudalrande der Mm. pterygoidei mediales verschoben werden, kurz, es würde für seine Exkursionen ein grosser Teil des von den Luftsäcken eingenommenen Raumes zur Verfügung stehen (selbstverständlich mit jener Einschränkung, welche darin gelegen ist, dass dieser

¹⁾ Die Verbindung durch lockeres Bindegewebe, welche ziemlich ausgiebige Exkursionen gestattet, ebenso jene Verbindungen, welche durch die Schleimhaut, die Blutgefässe, Nerven etc. entstehen, sind hier nicht berücksichtigt.

Raum, wie schon früher erwähnt wurde, seine Dimensionen unter verschiedenen Umständen ändert). Die ventrodorsale Verschiebung des Kehlkopfes kann aber, wie weiter unten ausgeführt werden wird, wegen seiner Verbindungen nur bis zu einem gewissen Ausmass erfolgen, ebenso eine solche in kaudoraler Richtung. Einem oralen Vordringen längs der Schädelbasis über den kaudalen Rand der Pterygoidei hinaus stellt sich jedoch noch ein anderes Hindernis in den Weg: der Raum zwischen diesen Muskeln verengt sich nämlich gegen die Schädelbasis zu derart, dass der Kehlkopf dort nicht mehr Platz findet, während der ventrale Teil dieses Raumes hinlänglich weit ist, um ihn aufzunehmen. Da aber die Pterygoidei und der an ihrer medialen Seite befindliche Teil des Luftsackraumes fast ganz zwischen den beiden Unterkieferästen aufgenommen ist, so kann der Kehlkopf zwischen diesen nur bis zu einer gewissen Höhe emporgehoben werden, soweit dies eben der Raum zwischen den Pterygoidei gestattet.

Ad 2.

Bezüglich der in diesem Punkt angeführten Faktoren sind als unmittelbare Verbindungen — abgesehen von solchen durch Muskeln — jene mit der Luftröhre und jene mit dem Zungenbein zu erwähnen. Mit der Luftröhre ist der Kehlkopf durch das Lig. crico-tracheale verbunden. Diese ziemlich lockere Verbindung ermöglicht einen mässigen Lage- und Stellungswechsel gegenüber dem ersten Luftröhrenring. Der Lagewechsel besteht in einer in toto erfolgenden gegenseitigen Annäherung oder Entfernung von Kehlkopf und Trachea. Der Stellungswechsel kann derart erfolgen, dass sich beide — ähnlich den Knochen eines freien Gelenkes — einander nach irgend einer Richtung nähern oder sich entfernen, so dass der Winkel zwischen ihnen dort kleiner oder grösser wird. Da für meine Ausführungen nur die Bewegungen des Kehlkopfes in der

Medianebene in Betracht kommen, so will ich jene Exkursionen in dieser Ebene, welche die Winkel an der Ventralseite der beiden Gebilde vergrössern bzw. verkleinern, als Streckung bzw. Beugung bezeichnen.

Bei der Streckung liegt die Dorsalfläche der Ringknorpelplatte annähernd in einer Ebene mit der Dorsalseite der Trachea (wenn man von der Krümmung der Trachea absieht). In gebeugter Stellung entsteht dagegen zwischen beiden ein ventral offener Winkel, der seinen Ausdruck darin findet, dass der kaudale Rand der Platte in Form einer quer gestellten Kante dorsal vorragt.

Man kann jedoch auch die ganze Luftröhre als eine Verbindung des Kehlkopfes mit den Lungen und dadurch mit dem Thorax auffassen. Diese Verbindung gestattet dem Kehlkopf infolge der ziemlich grossen Beweglichkeit der Luftröhre nicht unbedeutende Lage- und Stellungsänderungen, kann aber auch, wenn die Dehnungsgrenze infolge einer starken Kopfstreckung erreicht ist, in der Art eines Spannbandes wirkend den Kehlkopf am weiteren Emporsteigen hindern. Andererseits kann die Trachea, da sie eine gewisse Steifheit besitzt, bei einer stärkeren Kopfbeugung durch einen kranial gerichteten Druck den Kehlkopf der Schädelbasis nähern.

Die Verbindung mit dem Zungenbein ist teils gelenkig, teils bänderig. Der dorsale Rand des Schildknorpels bildet mit dem Kehlkopfast des Basihyoides einen stumpfen, ventral offenen Winkel. Zwischen den die orale Fortsetzung des dorsalen Schildknorpelrandes bildenden kranialen Hörnern und dem Ansatzknorpel des Basihyoides befindet sich ein mit einem Kapselband versehenes Gelenk (*Articulatio hyothyreoidea*). Hier sind nur geringe Lageänderungen des Kehlkopfes gegen das Basihyoid, dagegen ziemlich ausgiebige Rotationen um eine durch die beiden Gelenke gelegt gedachte Querachse ausführbar. Diese Bewegungen erfolgen aber nicht nur in den Ge-

lenken, sondern sie werden durch die Elastizität der dieselben zusammensetzenden Knorpel sehr gefördert.

Der Schildknorpel ist ferner noch durch eine Bandplatte, die Membrana thyreo-hyoidea mit dem Basihyoid verbunden. Sie ist in dem vom Mittelstück (Körper) und den Seitenplatten des Schildknorpels und dem Körper und den Gabelästen des Basihyoides gebildeten Raum ausgespannt und wirkt hauptsächlich als Hemmungsband bei der früher geschilderten Rotation. — Als unmittelbare bänderige Verbindung wäre noch jener Teil der Rachenfaszie zu erwähnen, welcher sich an den Schildknorpel anheftet und einer ventrokaudalen Verschiebung des Kehlkopfes entgegenwirkt.

Ad 3.

Über die durch Vermittlung des Zungenbeines gebotene Möglichkeit der Lage- und Stellungsänderungen des Kehlkopfes ist Folgendes zu bemerken.

Die meisten anderen Säuger besitzen Hyoide, welche sowohl in Bezug auf ihre Einzelteile, als auch gegenüber dem Kehlkopf und dem Schädel relativ viel beweglicher sind, als jene der Equiden. Dies erklärt sich daraus, dass bei den meisten eine noch weitergehende Gliederung der Einzelteile (Basihyoid) und eine grössere gegenseitige Beweglichkeit in ihren Verbindungen auftritt (z. B. Carnivora, Ruminantia u. a.); bei vielen ist zudem eine gleichmässige Verteilung in den Längendimensionen der Einzelteile vorhanden (Carnivora); bei anderen endlich sind manche Einzelteile (Epihyoid, Stylohyoid) durch Bänder ersetzt, wodurch selbstverständlich die Bewegbarkeit am meisten gesteigert wird (Homo und Quadrumana, Suidae). Dazu gesellt sich noch eine viel beweglichere Verbindung mit dem Kehlkopf, so dass dieser, durch alle diese Umstände begünstigt, viel ausgiebigeren Lage- und Stellungsänderungen zugänglich wird, als jener der Equiden.

Das Hyoid der Equiden besteht aus dem Basihyoid, das drei stark entwickelte, mit ihm knöchern verwachsene Fortsätze aufweist: den unpaarigen oralen Zungenfortsatz, Processus lingualis und die paarigen kaudalen Kehlkopf-

äste, Cornua majora hom., Thyreohyoide, welche kaudal durch zylindrische, zur gelenkigen Verbindung mit den oralen Schildknorpelhörnern dienende Ansatzknorpel, die Chondrohyoide verlängert werden. Der Processus lingualis bildet mit den Thyreohyoiden einen dorsal und etwas kaudal offenen stumpfen Winkel. Das Basihyoid hat die Form einer zweizinkigen Gabel, weshalb der Processus lingualis auch als Gabelheft, die Thyreohyoide als Gabeläste bezeichnet werden. Jederseits vom Basihyoid erheben sich, mit ihm gelenkig verbunden, die orodorsal gerichteten kleinen Zungenbeinäste, Cornua minora, Keratohyoide. Diese gelenkige Verbindung gestattet mässige Exkursionen, vorwiegend in sagittaler Richtung. An die Keratohyoide schliessen sich, von ihnen in einem oral gerichteten, etwas spitzen Winkel abgehend, die besonders langen¹⁾, kaudodorsal gerichteten grossen Zungenbeinäste, Stylohyoide an. Sie sind mit den Keratohyoiden gelenkig verbunden. Die mittleren Zungenbeinäste, Epihyoide sind rudimentär (klein erbsengross) und bei etwas älteren Pferden meist mit den Stylohyoiden verwachsen. Durch ihre minimale Entwicklung erfährt das Hyoid eine bedeutende Einschränkung in seiner Gliederung und Beweglichkeit. Sie sind in das Gelenk zwischen Stylo- und Keratohyoid einbezogen. Auch dieses Gelenk verleiht den Knochen eine nur mässige Bewegbarkeit in vorwiegend sagittaler Richtung. Schliesslich sind noch die Verbindungen der Stylohyoide, welche gegen die Schädelbasis einen spitzen, oral offenen Winkel bilden, mit den Ossa petrosa zu erwähnen. Sie erfolgen durch die Zungenbeinknorpel, Tympanohyoide, welche mässige Exkursionen der Stylohyoide zulassen.

Bei den meisten dieser Verbindungen wurde hervorgehoben, dass die Bewegungsrichtung vorwiegend sagittal ist. Die ge-

¹⁾ Die Stylohyoide sind fünfmal so lang als die Kerato- und fast viermal so lang als die Thyreohyoide (20:4:5·5).

ringen Seitenbewegungen werden aber noch mehr durch die Verbindung der beiderseitigen Äste mit dem unpaarigen Basihyoid und am meisten dadurch eingeschränkt, dass die oralen Teile der Stylohyoide den medialen Flächen der Mm. pterygoidei medialis innig anliegen und somit bezüglich ihrer seitlichen Exkursionen auf die Distanz zwischen diesen Muskeln angewiesen sind.

Die gegenüber der Schädelbasis stattfindenden Lage- und Stellungsveränderungen des Kehlkopfes durch Vermittlung des Zungenbeines können folgendermassen zusammengefasst werden: wenn sich der Winkel zwischen den Stylohyoiden und der Schädelbasis verkleinert oder vergrössert, so werden Hyoid und Kehlkopf der Schädelbasis genähert oder von ihr entfernt; wenn sich der Winkel zwischen Keratohyoid und dem dorsalen Schildknorpelrand vergrössert oder verkleinert, so erfolgt eine Stellungsänderung des Kehlkopfes gegenüber der Schädelbasis im Sinne der früher erwähnten Rotation um eine durch die beiden Articulationes hyothyreoideae gelegt gedachte Querachse: bei Vergrösserung des Winkels nähert sich der kaudale Teil des Kehlkopfes der Schädelbasis, bei einer Verkleinerung entfernt er sich von ihr. Der Lagewechsel des Kehlkopfes gegenüber der Schädelbasis erfolgt also nur durch Vermittlung des Zungenbeines (d. h. es muss das Zungenbein zugleich mit dem Kehlkopf der Schädelbasis genähert werden). Der Stellungswechsel erfolgt dagegen selbständig, indem sich der kaudale Abschnitt des Kehlkopfes der Schädelbasis nähern kann, ohne dass das Zungenbein seine Lage und Stellung zu ihr ändern muss. Vor allem ist aber Folgendes wichtig: die verhältnismässig geringe Beweglichkeit der Verbindungen des Hyoides, sowohl jener seiner Einzelteile, als auch jener mit dem Schädel und dem Kehlkopf, die verschwindend geringe Fähigkeit zu Seitenbewegungen und die vorwaltende Länge des Stylohyoides be-

wirken es, dass der Kehlkopf durch seine Verbindung mit dem Zungenbein stets in einer relativ grossen Distanz vom aboralen Teil der Schädelbasis gehalten wird. Dagegen kann der Kehlkopf den Halswirbeln, präziser gesagt den ihnen ventral anliegenden Muskeln bis zur Berührung genähert werden. Da er dorsal vom Endteil des Pharynx und dem Anfangsteil des Oesophagus gedeckt ist, werden diese durch seine Vermittlung an die genannten Muskeln angedrückt werden können.

Ad 4.

Die am Kehlkopf und Zungenbein inserierenden Muskeln, welche durch ihre Kontraktion einen Lage- und Stellungswechsel des ersteren verursachen, spielen, wie viele andere Muskeln, neben ihrer aktiven auch — in erschlafftem Zustande — eine passive Rolle. Letztere beschränkt sich, besonders wenn die Dehnungsgrenze erreicht ist, hauptsächlich auf eine Hemmung der Bewegungen in der ihrer Zugrichtung entgegengesetzten Richtung: sie wirken wie Hemmungsbänder. Diese Hemmung wird, wie später besprochen werden soll, besonders bei jenen Muskeln wichtig, welche den Kehlkopf und das Zungenbein mit dem Thorax (Mm. sternothyreoides, sterno- und omohyoidei) und jenen, welche das letztere mit dem oralen Teil des Unterkiefers verbinden (Mm. geniohyoidei).

Ad 5.

Die gegenseitigen Beziehungen der Umgebung üben einen sehr wesentlichen Einfluss auf den Wechsel der Lage und Stellung des Kehlkopfes aus. Hierbei muss — vorerst unter der Voraussetzung, dass sich die bei der Besprechung des vorigen Punktes erwähnten Muskeln nicht aktiv betätigen — berücksichtigt werden, was für eine Stellung in der Median-

ebene Kopf-Hals, Schädel-Unterkiefer und Hals-Rumpf gegeneinander einnehmen.

Bei der Streckung von Kopf und Hals wird das Hyoid und mit ihm der Kehlkopf dem ersteren folgen und sich von der Ventralseite der Halswirbel so weit entfernen, als dies seine Verbindungen gestatten. Dieser Distanzvergrößerung wirken aber die ad maximum gedehnte Trachea und — wenn die Dehnungsgrenze erreicht ist — die Mm. sternothyreoidei, sterno- und omohyoidei entgegen (sie üben einen kaudal gerichteten Zug aus) und Zungenbein und Kehlkopf werden somit von der Schädelbasis weiter entfernt. Andererseits werden auch die das Zungenbein mit dem Unterkiefer verbindenden Mm. geniohyoidei über die Dehnungsgrenze beansprucht, üben dann einen oral gerichteten Zug aus und entfernen das Zungenbein und den Kehlkopf von den Halswirbeln. Selbstverständlich wiegen hierbei die Exkursionen des Kehlkopfes, welcher in Streckstellung zur Trachea tritt, vor, indem er nämlich nicht nur vermittels des Hyoides in eine gewisse Distanz von der Schädelbasis und der ventralen Seite der Halswirbel gebracht wird, sondern auch noch um die früher erwähnte ideale Querachse rotiert. Nachdem diese Rotation hauptsächlich durch den Zug der früher genannten Muskeln, welche sich oral von dieser Achse ansetzen, ausgeübt wird, so wird hiebei die kaudale Partie des Kehlkopfes etwas gegen die Schädelbasis gehoben.

Bei der Streckung von Kopf und Hals ist demnach der Kehlkopf in dorsoventraler Richtung am weitesten von der Schädelbasis und der Ventralseite der Halswirbel entfernt. Hierbei werden alle die früher erwähnten Winkel (Schädelbasis — Stylo- — Kerato- — Basihyoid — Schildknorpel) grösser. Der Kehlkopf wird aber durch den erwähnten, von der Kaudalseite her auf ihn wirkenden Zug auch in kaudaler Richtung gegen die Hals-

wirbelsäule verschoben, so dass bei grösster Streckung das aborale Ende der Ringknorpelplatte bis nahe gegen die Verbindungsstelle zwischen zweitem und drittem Halswirbel gerückt wird.

Das Entgegengesetzte tritt bei der Beugung von Kopf und Hals ein. Da nähert sich das Hyoid mit dem Kehlkopf der Ventralseite der Halswirbel, der letztere wird gleichzeitig infolge des Gegendruckes der hierdurch in ihrer Längsrichtung komprimierten Trachea längs der Wirbel kranial gerückt, so dass die Ringknorpelplatte mit dem kaudalen Atlasrand abschliesst. Zugleich wird die ganze Platte der Ventralseite des Atlas bezw. den diese deckenden Kopfbeugern derart genähert, dass sie nur noch durch den Pharynx und den Anfangsteil des Oesophagus von ihr getrennt ist. Alle oben genannten Winkel sind verkleinert und der Kehlkopf ist kranial verschoben. Bei der maximalen Beugung von Kopf und Hals ist also der Kehlkopf der Schädelbasis genähert und seine Ringknorpelplatte drückt den sie dorsal deckenden Pharynx- und Oesophagusanteil in der Atlasgegend an die Kopfbeuger. Die maximal mögliche Annäherung an die Schädelbasis wird aber hierbei nicht erzielt, worüber später noch gesprochen werden wird.

Diese Lage- und Stellungsänderungen des Kehlkopfes finden ihren deutlichsten Ausdruck nach aussen in seinem Verhalten zu den Unterkieferästen: bei gestrecktem Kopf ragen gut zwei Drittel des Kehlkopfes über den Kaudalrand der Unterkieferäste hinaus und die Ventralseite des Kehlkopfes liegt nur um ein geringes mehr dorsal als der ventrale Rand des Unterkiefers. Bei der Beugung dagegen ist mehr als die Hälfte des Kehlkopfes von den Unterkieferästen lateral gedeckt und näher der Schädelbasis gelegen als der ventrale Unterkieferrand. Das Zungenbein wird jedoch, was zu betonen ist, in jeder Lage und Stellung lateral von den Kieferästen gedeckt, nur der am

meisten aboral gelegene Teil der Stylohyoide liegt ausserhalb des Bereiches derselben. Der Kehlkopf wird in Betreff seiner Lage gegen den Unterkiefer, wie bereits angedeutet wurde, auch dadurch bedeutend beeinflusst werden (allerdings nicht so ausgiebig wie bei der Streckung und Beugung des Kopfes), dass dieser seine Stellung zum Kopf durch Bewegungen im Kiefergelenk ändert. Bei der Kieferöffnung wird naturgemäss ein grösserer Teil des Kehlkopfes zwischen den Unterkieferästen aufgenommen werden als bei Kieferschluss.

Endlich soll noch erwähnt werden, dass auch die gegenseitige Stellung von Hals und Rumpf einen Einfluss auf die Exkursionen ausübt. Bei gesenktem Hals wird der Trachea und den Mm. sternothyreoidei, sterno- und omohyoidei ein grösserer Spielraum gewährt als bei erhobenem Hals. Daher wird bei gleichzeitiger Kopfstreckung kein so intensiver Zug auf den Kehlkopf und das Hyoid erfolgen bezw. die Muskeln werden ihre Dehnungsgrenze nicht erreichen, so dass sie sogar noch aktiv wirken können¹⁾.

Ad 6.

Es liegt in der Natur der Sache, dass die Muskeln, welche auf den Kehlkopf in toto und auf das Zungenbein wirken, an den Lage- und Stellungsänderungen als wichtige Faktoren beteiligt sind²⁾. Vor allem sind dies die schon erwähnten Sternothyreoidei, Sterno- und Omohyoidei, welche den Kehlkopf und das Zungenbein kaudal und die Geniohyoidei, welche

¹⁾ Daraus erklärt es sich, dass die Pferde, wenn sie den Hals senken und dabei den Kopf strecken, ohneweiters abschlingen können, während dies bei erhobenem Hals unter gleichzeitiger Kopfstreckung fast regelmässig „Verschlucken“ hervorruft.

²⁾ Bei der Untersuchung der Wirkung dieser Muskeln, welche am Kadaver durch Zug in der Faserrichtung erfolgte, habe ich auch die Angaben in den verschiedenen Hand- und Lehrbüchern, vor allem jene in der klassischen „topographischen Myologie des Pferdes“ von K. Günther (11) einer Nachprüfung unterzogen.

sie oral bewegen. Da sich die letzteren am Processus lingualis befestigen und dieser mit den Thyreohyoiden, wie schon früher gesagt wurde, einen dorsokaudal gerichteten Winkel bildet, so werden sie zugleich auch den Proc. lingualis senken und dadurch die Thyreohyoide und den Kehlkopf heben. Der Mylohyoideus hebt auf ähnliche Weise mit seinem aboralen Teil das Basihyoid und senkt dadurch den Kehlkopf. Die Jugulohyoidei vergrössern den Winkel zwischen Stylohyoid und Schädelbasis, vermitteln also eine Senkung des Kehlkopfes; die Stylohyoidei verkleinern die Winkel zwischen Stylo-, Kerato- und Basihyoid, heben so den Kehlkopf und werden dabei von den Digastrici unterstützt. Die Hyothyreoidei bewirken eine Rotation des Kehlkopfes in der Medianebene, wobei sich der aborale Teil desselben von den Stylohyoiden und damit von der Schädelbasis entfernt. Die Keratohyoidei breves verkleinern die Winkel zwischen den Keratohyoiden und dem Basihyoid und heben so den oralen Anteil des Kehlkopfes. Zu den Muskeln, welche den Kehlkopf und das Zungenbein zu Exkursionen bringen, müssen auch noch der Palatinus und die Palatopharyngei gerechnet werden. Sie bilden einen einheitlichen Muskel, dessen mediane, zum freien Rand des Gaumensegels ziehende Partie (*M. palatinus*) so schwach entwickelt ist, dass sie nur eine ganz geringe Verkürzung des Gaumensegels hervorrufen kann. Die kräftig ausgebildeten lateralen Partien (*Mm. palatopharyngei*) dagegen bewirken vermöge ihrer Insertion an den Chondrohyoiden und am dorsalen Schildknorpelrand eine relativ starke Annäherung dieser Teile an die Schädelbasis in orodorsaler Richtung, wobei eine Rotation um die früher erwähnte, durch die Verbindungsstellen beider Chondrohyoide mit den oralen Schildknorpelhörnern gedachte Achse stattfindet. Bezüglich der hier nicht genannten Muskeln, welche am Kehlkopf und dem Hyoid inserieren, ist keine deutliche Einwirkung im Sinne eines Einflusses auf den Lage- oder Stellungswechsel

dieser Gebilde nachzuweisen. Dagegen üben sie beim Schlingakt, dem sie, wie alle die angeführten Muskeln fast ausschliesslich dienen, zum Teil einen Einfluss auf die Gestalt und die Verlaufsrichtung der dorsalen Pharynxwand aus und werden deshalb später besprochen werden.

Den beschriebenen Form-, Lage- und Stellungsänderungen des Kehlkopfes muss sich, wie früher betont wurde, der mit ihm verbundene Pharynx und speziell die für die Form des von den Luftsäcken eingenommenen Raumes wichtige dorsale Pharynxwand nebst dem Anfangsteil des Oesophagus anpassen und beeinflusst so wesentlich die Grösse und Form der Luftsäcke. Dies geschieht auf folgende Weise: Wenn der Kehlkopf, sei es durch direkte Muskelwirkung auf ihn und das Zungenbein, sei es indirekt in der früher beschriebenen Art bei der Streckung des Kopfes und Halses von der Schädelbasis und von den Halswirbeln entfernt wird, so folgt ihm die dorsale Pharynxwand mit dem Oesophagusanfang und wird somit in eine grössere Distanz von den genannten Teilen gebracht. Dementsprechend vergrössert sich der von den Luftsäcken eingenommene Raum in dorsoventraler Richtung. Es wurde ferner ausgeführt, dass sich der Kehlkopf bei der Streckung von Kopf und Hals — besonders wenn der Hals auch gegenüber dem Rumpf aufgerichtet wird — in kaudaler Richtung längs der Halswirbelsäule verschiebt. Dadurch wird die Berührungsstelle der Kopfbeuger mit dem Oesophagus, welche in der Höhe des aboralen Endes der Ringknorpelplatte die kaudale Grenze des Raumes bildet, bis gegen das kaudale Ende des Epistropheus gerückt. Es muss demnach der von den Luftsäcken okkupierte Raum bei maximaler Streckung von Kopf und Hals, sowie Hals und Rumpf die grössten Dimensionen in dorsoventraler und orokaudaler Rich-

lung aufweisen. Letzteres um so mehr, weil die dorsale Begrenzung durch Vergrößerung der Distanz zwischen der Schädelbasis und der Ventralseite der Halswirbel an Ausdehnung gewinnt.

Das Entgegengesetzte tritt ein, wenn der Kehlkopf durch Beugung von Kopf und Hals und noch mehr durch aktive Muskelwirkung der Schädelbasis und der Ventralseite der Halswirbel genähert wird. Von den Muskeln, welche da in Betracht kommen, sind vor allem die Palatopharyngei zu nennen, welche wohl die stärkste Annäherung des Kehlkopfes an die Schädelbasis in orodorsaler Richtung hervorrufen und ihn dabei in derselben Richtung längs der Halswirbel verschieben. Sie werden beim Heben des Kehlkopfes durch die Stylohyoidei, Digastrici und Keratohyoidei unterstützt, von denen die ersteren den Kehlkopf zugleich den Halswirbeln etwas nähern. Bei der teils durch die Kopfbeugung, teils durch die Wirkung der erwähnten Muskeln hervorgerufenen Hebung des Kehlkopfes wird die dorsale Pharynxwand gegen den Raum der Luftsäcke gedrängt und dieser verkleinert. Ausserdem tritt noch durch die Verkleinerung der Distanz zwischen der Schädelbasis und den Halswirbeln (auch den Kopfbeugern, s. S. 529) bei der Beugung, sowie durch die orodorsale Verschiebung des Kehlkopfes eine orale Verschiebung der Dorsalgrenze des Luftsackraumes ein. Demnach wird der von den Luftsäcken eingenommene Raum bei der Beugung von Kopf und Hals und gleichzeitiger maximaler Hebung des Kehlkopfes durch Muskelwirkung sowohl in dorsoventraler als auch in orokaudaler Richtung die geringsten Dimensionen aufweisen.

Die beschriebenen Veränderungen stellen zwei Extreme dar, zwischen welchen es natürlich zahlreiche Abstufungen gibt. Von diesen soll nur eine hervorgehoben werden, nämlich die Kombination von maximaler Beugung im Kopfgelenk mit gleich-

zeitiger, durch Muskelwirkung hervorgerufener Senkung des Kehlkopfes. Hierbei sind vor allem die Sternothyreoidei, Stern- und Omohyoidei beteiligt und werden vom Mylohyoideus und den Jugulohyoidei unterstützt. Dieser Muskelwirkung stellt sich aber die Trachea entgegen, indem sie sich nur bis zu einem gewissen Grade verkürzen lässt und über diesen hinaus beansprucht einen kaudal ansetzenden Druck gegen den Kehlkopf ausübt. Es wird also der Kehlkopf nicht so weit von der Schädelbasis entfernt werden können wie bei der Streckung von Kopf und Hals und seine Distanz von der Ventralseite der Halswirbel wird sich fast gar nicht ändern. Bei dieser Kombination wird sich demnach zwar die Entfernung der dorsalen Pharynxwand von der Schädelbasis — und damit die Grösse der Luftsäcke — steigern, ohne dass sie das Maximum erreichen kann. In orokaudaler Richtung wird dagegen keine Änderung der Distanz stattfinden, die Länge des Raumes wird bei maximaler Beugung immer die gleiche bleiben, da nach dem Gesagten ein Wechsel der dorsoventralen Dimensionen bei ihr keine Änderung hervorruft. Wir sehen also, dass der Kehlkopf durch den Wechsel seiner Lage und Stellung einen bedeutenden Einfluss auf die Grösse und Form des Raumes der Luftsäcke ausübt, indem die ventrale Begrenzung derselben sich ihm akkommodieren muss.

C. Einfluss der Formänderungen der dorsalen Pharynxwand auf die Luftsäcke.

In Bezug auf die ventrale Begrenzung ist aber noch zu berücksichtigen, dass die ihren Hauptanteil bildende dorsale Wand des Pharynx auch anderweitigen Veränderungen unterworfen ist, welche die Grösse und Form des Raumes alterieren. Diese Veränderungen werden durch Muskelwirkung hervorgerufen und bestehen wesentlich teils aus einer Verkürzung,

teils aus partiellen Variationen ihrer Form und Lage. Die Verkürzung der Dorsalwand wird durch die Palatopharyngei beider Seiten bewirkt, und zwar sowohl direkt — durch Kontraktion der zur Raphe pharyngis ziehenden Fasern — als indirekt, indem durch die Muskeln der Oesophagus und der Kehlkopf dorsooral gezogen werden, woraus nicht nur eine orokaudale Verkürzung der Seitenwände, sondern auch der dorsalen Wand des Pharynx, somit der ventralen Begrenzung des Raumes der Luftsäcke resultiert.

Die Pterygo-, Chondro-, Thyreo- und Cricopharyngei nähern die dorsale Rachenwand der ventralen, entfernen sie dadurch von der dorsalen Begrenzung des Raumes der Luftsäcke, welcher infolgedessen in dorsoventraler Richtung vergrößert wird. Die Stylopharyngei bewirken das Entgegengesetzte, sie verkleinern den Raum, indem sie die dorsale Pharynxwand von der ventralen entfernen. Dabei wird durch die Wirkung aller dieser Muskeln auch die Form der Pharynxwand geändert, indem sie je nachdem, welche von ihnen sich kontrahieren, nach einer oder der anderen Richtung gezogen wird.

VI. Einfluss des Schlingaktes auf die Luftsäcke.

Alle die angeführten, durch Muskelaktion am Kehlkopf in toto, am Zungenbein, Pharynx und Oesophagusanfang veranlassten Form-, Lage- und Stellungsänderungen, welche einen so bedeutenden Einfluss auf die Grösse und Form der Luftsäcke haben, treten beim Schlingakt auf. Man kann demnach sagen, dass der Schlingakt von hervorragender Bedeutung für die Grössen- und Formverhältnisse der Luftsäcke ist.

Wenn wir die einzelnen Phasen desselben — soweit sie einen Einfluss auf die Luftsäcke haben — betrachten, so sehen wir, dass beim Beginn des Schlingaktes zugleich mit dem Zungengrund das Zungenbein und der Kehlkopf gehoben werden. Der Nasenrachen wird vom Schlundrachen abgeschlossen, wobei durch Wirkung der Pterygopharyngei die dorsale Pharynxwand in ihrem kranialen Teil oral vorgewölbt wird. Zugleich verkürzt sich die Dorsalwand und der Oesophagus wird oral gezogen. Die Folge für den Raum der Luftsäcke ist eine Verkleinerung in dorsoventraler und orokaudaler Richtung. Während der zweiten Phase des Schlingens treten die Pterygo-, Chondro-, Thyreo- und Cricopharyngei in Aktion und bringen durch ihre Kontraktion den kaudalen Teil der dorsalen Pharynxwand in eine grössere Entfernung von der Schädelbasis, worauf nach dem Schluss des Schlingens durch Herabrücken des Kehlkopfes etc. der Status quo hergestellt und der Raum der Luftsäcke wieder vergrössert wird. Damit sind nun die wichtigsten Bedingungen erläutert, unter welchen die Umgebung des von den Luftsäcken eingenommenen Raumes einen Einfluss auf die Änderungen der Grösse und Form desselben und mit ihm der Luftsäcke selbst ausüben kann.

VII. Tuba und Tubenmuskulatur.

Es wurde früher hervorgehoben, dass mit dem Wechsel der Grösse und Form der Luftsäcke auch die Menge, der Druck und das Volumen ihrer Inhaltsluft in inniger Beziehung stehen und dass diese Faktoren einen gegenseitigen Einfluss aufeinander ausüben. Von grosser Bedeutung ist hierbei der Um-

stand, dass die Luftsäcke vermittle der Tuba in einer zeitweise offenen Verbindung mit der Rachenhöhle stehen. Dies hängt von besonderen Eigenheiten der Pferdetuba und von der auf sie einwirkenden Muskulatur ab, weshalb hier näher darauf eingegangen werden soll.

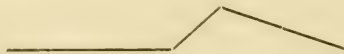
Die knorpelige Tuba des Pferdes wurde wiederholt anatomischen Untersuchungen unterzogen, doch blieben manche wichtige Details unklar. Besonders gilt dies von dem Einfluss, welchen die Muskulatur auf sie ausübt. Ich habe Tuba und Muskulatur am Kadaver eingehend untersucht, habe, soweit mir die dabei gefundenen Resultate am lebenden Tiere kontrollierbar schienen, diese Kontrolle geübt (s. u.) und dabei die Richtigkeit der von mir gezogenen Schlüsse bestätigt gefunden. Soweit die anatomischen Verhältnisse bekannt sind, will ich mich in meinen Ausführungen auf das Wichtigste beschränken und nur dasjenige ausführlicher behandeln, was für die Tubenmechanik von besonderer Bedeutung erscheint.

Die beiden knorpeligen Tuben beginnen an den knöchernen und verlaufen, etwas gegen die Medianebene oral konvergierend und leicht lateral geneigt bis zur Rachenhöhle, in deren Seitenwand ihre oralen Enden aufgenommen sind. Jeder Knorpel weist einen in der Querrichtung dorsal gewölbten Scheitelteil auf, den sog. Haken, der mit der Fibrocartilago basilaris zusammenhängt. Der Haken setzt sich medial und lateral in je eine ventral gerichtete Platte fort, welche miteinander — die laterale durch den an sie gelagerten Levator veli palatini ergänzt — eine gegen den Luftsack gerichtete Rinne begrenzen (Taf. 11 12, Fig. 1). Die mediale Knorpelplatte bildet die Fortsetzung der medialen Wand der knöchernen Tuba, während der Haken und die anfangs nur minimal angedeutete laterale Platte aus deren dorsaler Wand hervorgehen. Die laterale, vom Processus muscularis des Os petrosum gebildete Wand der knöchernen Tuba erstreckt sich je nach dessen Länge,

welche bedeutenden Variationen unterworfen ist (von wenigen Millimetern bis — besonders bei alten Tieren — über drei Zentimeter), verschieden weit, aber stets mehr oral als die mediale. Weil sich aber der Processus muscularis oral stetig verjüngt, so wird der dorsal von ihm liegende Teil der lateralen Tubenwand durch eine Lamelle der Fibrocarthilago basilaris ergänzt, welche vom Schläfenflügel des Keilbeines zum Processus herabsteigt. Diese Lamelle legt sich dem Rand der lateralen Knorpelplatte an und setzt sich so noch eine kurze Strecke weit über das orale Ende des Processus fort. Der laterale Rand der Rinne wird also bis zur Spitze des Processus von ihm, die laterale Wand daselbst von der Lamelle der Fibrocarthilago gebildet.

Die Rinne — welche an ihrem aboralen Ende dadurch ventral abgeschlossen wird, dass die Schleinhaut an der Ventralseite bogenförmig von einem zum anderen Rand zieht und so eine mit ihrem freien Rand oral gewölbte Falte bildet — ist kaudal seicht (4—5 mm), wird aber in ihrem oralen Verlaufe immer tiefer, so dass sie am oralen Luftsackende ca. 15—20 mm Tiefe besitzt. Dies kommt dadurch zustande, dass ihre Begrenzungen oral allmählich immer höher werden: die mediale durch Grösserwerden des Tiefendurchmessers der Knorpelplatte; die laterale — deren Knorpelplatte durchwegs niedriger ist als die mediale — dadurch, dass der ventrale Rand des Levator veli in derselben Höhe oral verläuft, wie der freie Rand der medialen Platte. Dieser freie Rand ist gegen die laterale Seite etwas verdickt, besonders in seinem aboralen Drittel. Dadurch erscheint die mediale Platte an ihrer lateralen Seite in dorsoventraler Richtung etwas ausgehöhlt. Dies steigert sich etwas oral von der Mitte der Tubenlänge noch dadurch, dass sich die Platte von dort an — indem zugleich der freie Rand an Dicke einbüsst — medial vorzuwölben beginnt, aber nicht nur in dorsoventraler, sondern auch in orokaudaler Rich-

lung, wobei sich zugleich ihr Rand von der lateralen Wand der Rinne allmählich immer mehr entfernt. Diese Wölbung, der natürlich eine Aushöhlung nach der lateralen Seite hin entspricht, nimmt beiläufig bis zur Grenze zwischen dem oralen und dem daran anschliessenden Viertel der Tubenlänge zu (der Scheitel derselben ist dort um ca. 15 mm mehr medial gelegen als der freie Plattenrand), dann bis zur Tubenrachenöffnung wieder ab, so dass der orale, gegen die Rachenhöhle gerichtete freie Rand der Platte keine Wölbung mehr aufweist, ja dass sogar, besonders bei alten Pferden, etwas kaudal von ihm eine medial gerichtete Aushöhlung sichtbar wird, welche parallel mit ihm verläuft. So entsteht die „Muschelform“ des oralen Teiles der medialen Knorpelplatte. Das orale Ende dieser Platte ist in die seitliche Pharynxwand aufgenommen und wird als Deckklappe bezeichnet. Diese reicht kaudal bis zu der Stelle, wo die mediale Knorpelplatte die Rachenwand verlässt und den Luftsack betritt. Man sieht dort an der Vorwölbung eine schräg oroventral gerichtete stumpfe Kante, dadurch hervorgerufen, dass die muschelartige Vorwölbung der medialen Platte in ihrem oralen Verlauf ziemlich rasch ihr Maximum erreicht, sich aber weiterhin gegen das orale Ende allmählich abflacht. Diese Kante, welche auch das orale Ende des Luftsackes, soweit er der Schädelbasis anliegt, markiert, findet ihren deutlichsten Ausdruck in der Verlaufsrichtung des ventralen Randes der Knorpelplatte, weil an ihm auch der Beginn der Wölbung weiter oral liegt als an den dorsalen Partien der Platte und weil die Wölbung sich hier ziemlich rasch entwickelt. Dadurch wird die Verlaufslinie des ventralen Randes zweimal winkelig abgelenkt, so dass diese Linie an die kindliche Darstellung der Form der alten Stichbajonette



erinnert.

Die laterale Knorpelplatte ist, wie erwähnt, viel niedriger als die mediale, nimmt oral nur bis zur Mitte der Tuba an Höhe zu, dann wieder ab und hört schliesslich ca. $1\frac{1}{2}$ —2 cm vor der Tubenrachenöffnung auf. Noch einige Millimeter weiter oral hört dann auch der Haken auf, so dass das Rachenende der knorpeligen Tuba nur von der medialen Platte gebildet wird. Die laterale Platte verdünnt sich gegen ihren ventralen Rand zu, welcher medial gekrümmt ist. Wie schon früher erwähnt wurde, bildet sie nur den dorsalen Anteil der lateralen Rinnenwand, welche durch den Levator veli ventral vervollständigt und der Höhe der medialen angepasst wird. Der Levator veli der Equiden liegt nämlich, wie schon seit langem bekannt ist, nicht an der ventralen Seite der Tuba, wo man ihn bei den meisten anderen Säugern findet, sondern er ist ganz lateral gelagert. In seinem aboralen Verlauf sendet er schräg kaudomedial gerichtete Sehnenfasern zum ventralen Rand der lateralen Platte, nimmt dabei stetig ab und schickt seine letzten Sehnenfasern zur Spitze des Processus muscularis, wo er endigt. Es ist in mediolateraler Richtung bedeutend schwächer als in dorsoventraler, ebenso wie sein ihm lateral anliegender, aber ungefähr doppelt so starker Nachbar, der Tensor veli palatini, der im Bereich der Tuba fast den gleichen Verlauf hat, aber nicht am freien Rande der lateralen Platte, sondern — sich ebenfalls kaudal verjüngend — an ihrer lateralen Fläche und an der lateralen Seite des Processus muscularis, sowie auch der oben (s. S. 549) beschriebenen Lamelle der Fibrocarthilago basilaris sehnig-fleischig endet. Die mediale Fläche des Levator veli ist in seinem ganzen Verlauf von Schleimhaut bekleidet: soweit er mit der Tuba in Lagebeziehungen steht, von Tuben-, in der Rachenhöhle von Pharynxschleimhaut; nur an der pharyngealen Fläche des Velums decken ihn Fasern des Palatinus. Im Bereich des Luftsackes wird aber auch sein ventraler Rand von dessen Schleimhaut überzogen, ebenso jener des

kaudalen Anteiles des Tensor veli, von dem sie sich dann im oralen Anteil des Luftsackes auf den Pterygoideus medialis, im kaudalen auf den lateralis bzw. auf die ihm ventral anliegenden Teile schlägt.

Die Rinne der Tuba erscheint an frischen Präparaten, an denen man nach Entfernung der Unterkiefer durch Eröffnung der Luftsäcke die dorsale Luftsackwand freigelegt hat (Taf. 11/12, Fig. 1), als eine ventrolateral gegen das Luftsacklumen gerichtete und in derselben Richtung leicht konkave Spalte, deren Ränder innig aneinandergeschmiegt sind, somit einen Abschluss gegen das Lumen der Tubenrinne bilden. Ihr aborales Ende, welches noch im Bereich des Processus muscularis gelegen ist, wurde schon geschildert (s. S. 549). Oral endigt sie mit einem kleinen Recessus, indem dort die Schleimhaut etwas ventral von ihr bogenförmig vom lateralen zum medialen Rand zieht, während sich die Spalte noch eine kleine Strecke weit oral fortsetzt. Die Schleimhaut überzieht den kaudalen Teil des freien Randes der medialen Knorpelplatte bis zu jener Stelle straff, wo sich dieselbe zu wölben bzw. wo sich deren Rand von der lateralen Wand zu entfernen anfängt (s. S. 550). Von dort an beginnt sie sich allmählich vom Rand in Form einer zunächst lateral, dann dorsolateral und schliesslich dorsal gerichteten Falte abzuheben. Diese wird in ihrem oralen Verlaufe immer höher (bis 15 mm), tritt dann am Grunde des Recessus auf die laterale Wand der Rinne über, so dass sie dort die Rinne oral abschliesst und verliert sich schliesslich nach kurzem Verlauf an der lateralen Wand. Soweit der Rand der Falte frei ist, liegt er der lateralen Wand der Rinne innig an und bildet so einen temporären Abschluss des oralen Teiles des Tubenlumens gegen den Luftsack. Ich möchte sie deshalb als Schlussfalte (*Plica oclusiva*) bezeichnen. Man kann sie leicht erkennen, wenn man die mediale Knorpelplatte von der lateralen Wand der Rinne abzieht (Taf. 11/12, Fig. 2).

Von der Stelle an, wo sie die Rinne ventral überbrückt, wird diese zu einem Rohr, welches mit einer fast sagittal gestellten, aber etwas oroventral geneigten, in der seitlichen Pharynxwand befindlichen Spalte, der Tubenrachenöffnung, Ostium tubae auditivae in die Rachenhöhle mündet.

Das Ostium besitzt nur einen medialen Rand, der von der in eine sagittale Schleimhautfalte aufgenommenen medialen Knorpelplatte gestützt wird, aber keinen lateralen, weil die laterale Pharynxwand im Bereiche der Spalte ohne Grenze in die entsprechende Tubenwand übergeht. Dorsal und ventral stösst der mediale Rand mit der lateralen Wand in je einem spitzen Winkel zusammen. Der dorsale Winkel liegt weiter oral als der ventrale, weshalb das Ostium oroventral geneigt ist. Das im Bereiche der Deckklappe befindliche Tubenrohr besitzt eine Länge von ungefähr 3,5—4,5 cm und eine kaudal zunehmende Höhe. Diese beträgt kaudal 2,5—3, bei der Mündung 4—6, nach Peter sogar 7 cm. Infolgedessen steigt die ventrale Begrenzung kaudal etwas an.

Nach Kämpfe (13) kann man vom ventralen Winkel des Ostiums aus mit einer Sonde nicht in das Tubenlumen eindringen, da sie infolge der soeben geschilderten ansteigenden Verlaufsrichtung der ventralen Begrenzung des Rohres bald an die dorsale Wand stösst, während vom dorsalen Winkel aus die Sonde direkt in das Tubenlumen dringt. Deshalb schlägt er für „diesen ventralen Abschnitt des Racheneinganges“ die Bezeichnung *Tubenvorhof* vor.

Dem gegenüber muss ich konstatieren, dass man auch vom ventralen Winkel aus ohne weiteres sehr tief eindringen kann, wenn man nur die Sonde beim Einführen gut an die Seitenwand der Rachenhöhle anlegt und sie nicht etwa in einem Winkel zu ihr gerichtet hält. Trotzdem scheint mir der Ausdruck *Tubenvorhof* gut gewählt, nur dürfte man damit nicht bloss den ventralen Teil, sondern das ganze Gebiet des von der Deckklappe beherrschten Tubenlumens bezeichnen, weil dieses Gebiet einen sowohl in das Lumen der Tubenrinne, als auch des Luftsackes führenden Raum bildet. Da diese Lumina, wie ich später ausführen werde, zwar temporär voneinander geschieden sind, tatsächlich aber bloss Bestandteile des eigentlichen Tubenlumens darstellen, so charakterisiert die Bezeichnung *Tubenvorhof* — lat. event. *Vestibulum tubae auditivae* — die Verhältnisse ganz treffend.

Die mediale Wand des Vorhofes wird zu einem grossen Teil von der medialen Knorpelplatte gebildet (hier, wie bereits erwähnt, Deckklappe genannt), die lateral von der Tuben-, medial von der Pharynxschleimhaut bedeckt ist. An ihrem freien, oral etwas konvexen Rand gehen die beiden Schleimhäute ineinander über. Sowohl dorsal, als besonders ventral wird aber ein Teil der medialen Wand von einer Fortsetzung dieser Schleimhäute gebildet, welche vom dorsalen bzw. ventralen Rand der von ihnen eingeschlossenen Deckklappe in Form je einer Falte sich als dorsale bzw. ventrale Fortsetzung deren oralen Randes fast sagittal zur lateralen Pharynxwand hinziehen. Die dorsale Falte ist viel kürzer und erstreckt sich nur eine kürzere Strecke kaudal und zwar — an Höhe abnehmend — bis zu jener Stelle, wo sich an der medialen Knorpelplatte der Haken zu zeigen beginnt, also ca. 1,5—2 cm aboral von der Tubenrachenöffnung, von wo an die knorpelige Tuba mit der Fibrocarthilago basilaris verbunden ist. Die ventrale Falte ist dagegen nicht nur höher, sondern sie erstreckt sich auch weiter kaudal, nämlich bis zum oralen Ende der früher geschilderten Rinne. Allerdings weichen in diesem Verlauf die Rachen- und Tubenschleimhaut auseinander, indem die erstere sagittal gerichtet bleibt, während die letztere, eine dorsal gerichtete Aushöhlung bildend, zur lateralen Wand hinüberzieht. Dies wird durch die früher beschriebene Verlaufsrichtung des ventralen Randes der medialen Knorpelplatte bedingt. Zwischen den beiden auseinanderweichenden Schleimhäuten ist ein Teil der Tubenrachenmuskulatur aufgenommen, speziell jener Teil des Palatopharyngeus, welcher von v. Kostanecki (14) als Salpingopharyngeus bezeichnet wird, ferner ein Teil des Stylo- und des Pterygopharyngeus.

Der ventrale Rand der Deckklappe lässt sich, unter Anspannung der Falte, weit von der lateralen Wand des Tubenvorhofes abheben. Die Schleimhaut erscheint dann am Boden

dieses Raumes von einer zur anderen Seite ausgehöhlt. Die laterale Wand des Tubenvorhofes geht, wie bereits gesagt wurde, ohne Grenze aus der Rachenwand hervor. Ihre Schleimhaut ist im aboralen Anteil dorsal an einer kleinen Stelle vom Anfangsteil des lateralen Tubenknorpels, sonst von Muskeln unterlegt. Es liegen dort: ein Teil des Levator veli; sich an dessen lateraler Seite mit ihm kreuzend der Pterygopharyngeus; noch mehr lateral der Palatopharyngeus; endlich der Tensor veli. An der Schleimhaut sieht man ausser einigen unverstreichbaren, ventral und etwas oral gerichteten Falten auch noch das orale Ende der oben beschriebenen Schlussfalte und endlich den in Form einer Längsleiste ins Lumen vorragenden Anfangsteil des Randes der lateralen Knorpelplatte. Das Lumen des Tubenvorhofes geht aboral in jenes der Tubenrinne, und wenn deren orales Ende durch Abziehen der medialen Knorpelplatte eröffnet wird, auch in das Lumen des Luftsackes über.

Was das Lumen der Tuba des Pferdes bzw. des von den Wänden der Tubenrinne begrenzten Teiles derselben anbelangt, so wird es sich voraussichtlich nie genau entscheiden lassen, bis zu welchen Grenzen dasselbe permanent lufthältig ist. Unzweifelhaft steht die permanente Lufthaltigkeit nur vom Lumen des Tubenvorhofes fest, das aber nur unter bestimmten Bedingungen in Kommunikation mit der Rachenhöhle tritt, und von jenem des mit dem ersteren in offener Verbindung stehenden oralen Teiles der Tubenrinne. An diesen Partien ergibt schon die einfache Betrachtung am Kadaver die Notwendigkeit des Vorhandenseins eines Lumens, denn man kann ohne weiteres erkennen, dass sich die laterale Wand im Bereiche der Wölbung der Deckklappe unter normalen Verhältnissen niemals so weit wird medial vorwölben können, um die laterale Seite der medialen Knorpelplatte in ihrer ganzen Ausdehnung zu berühren; die daran kaudal anschliessende Partie der Tubenrinne wird, soweit die laterale Knorpelplatte noch eine

etwas ansehnlichere Höhe hat, in ihrem dorsalen Anteil durch den medial gerichteten Rand derselben vor der gegenseitigen vollen Berührung ihrer Wände geschützt. Anders im aboralen Anteil der Rinne. Da wird die laterale Platte kaudal immer niedriger; der Levator veli, der sich — abgesehen von jener Stelle, wo die muschelartige Wölbung der medialen Platte einsetzt und wo der ventrale Abschluss der Rinne durch die Schlusssfalte gebildet wird — bis zur Spitze des Processus muscularis so weit gegen die mediale Wand vorwölbt, dass er die früher geschilderte Aushöhlung der medialen Platte (s. S. 549) ausfüllt, kann infolgedessen eine relativ immer grössere Partie der Rinne okkupieren. Schliesslich kann dann, im Bereiche des Processus, wo die laterale Knorpelplatte durch die viel weniger resistente Lamelle der Fibrocarthilago basilaris substituiert wird, diese durch den ihr angelagerten und zum Teil an ihr inserierenden Kaudalabschnitt des Tensor veli eine analoge Vorwölbung erfahren, wie sie oral vom Levator gebildet wird und so wahrscheinlich das Lumen der kaudalen Partie der Rinne durch Kontakt der Wände zum Verschwinden bringen.

Eine Entscheidung über die Grenzen der Lufthältigkeit wird sich, wie gesagt, wohl nie fällen lassen, weil die genannten Partien in Bezug auf diese Verhältnisse dem Experiment am lebenden Tiere nicht zugänglich sind und die Untersuchung am Kadaver nur unsichere Resultate liefern kann. Denn wo es sich um einen durch Muskeltonus zu bewirkenden Abschluss eines Lumens handelt, genügt schon der Eintritt des Todes, um gänzlich geänderte Bedingungen zu schaffen. Um so mehr werden dann jene Resultate zweifelhaft, die durch Untersuchungen nach Einwirkung verschiedener Agentien (Gefrieren, Konservierung, Fixierung, Härtung etc.) gewonnen werden. Dagegen steht die Sache bezüglich der Beantwortung der funktionell viel wichtigeren Frage, ob das pharyngeale und tympa-

nale Ende der Tuba im Ruhezustande offen oder geschlossen sind, viel günstiger, weil das erstere vermittels des Polansky-Schindelkaschen Speculums (26) der Inspektion zugänglich ist und beide experimentell geprüft werden können. Ich werde in der Folge noch darauf zurückkommen und will hier nur vorausschicken, dass sich nach meinen am lebenden Pferde gewonnenen Befunden beide Enden der Tuba im Ruhezustande als geschlossen erwiesen haben.

Die Muskeln, welche einen Einfluss auf die Tuba haben, können in zwei Gruppen eingeteilt werden: die eine umfasst jene, welche an beweglichen Teilen der Tuba inserieren und so direkt auf sie wirken, die andere jene, welche durch ihre Lagebeziehungen Änderungen hervorrufen können. Zur ersteren Gruppe gehören der Levator und Tensor veli palatini, der Stylopharyngeus und die Pars palato-salpingo-pharyngea (v. Kostanecki) des Palatopharyngeus; zur letzteren der übrige Teil des Palato- und der Pterygopharyngeus.

Nach v. Kostanecki (14) gehört der Levator veli phylogenetisch zum Palatopharyngeus, welcher mit dem Pterygopharyngeus und der Pars palato-salpingo-pharyngea als Abkömmling der Ringmuskulatur des Pharynx anzusprechen ist. Der Tensor veli wird dagegen von demselben Autor (in Übereinstimmung mit Gegenbaur, Killian, Rabl, Zuckerkandl) von der Kiefermuskulatur, speziell vom Pterygoideus medialis abgeleitet.

Der Levator veli, dessen Verlauf und Insertion (besser Ursprung) an der Tuba bereits besprochen wurden, zieht längs ihrer lateralen Wand oroventral, gelangt am Ostium in die Seitenwand der Rachenhöhle und tritt, sich in einem Bogen medial wendend und sich fächerförmig ausbreitend in das Gaumensegel ein, wo er in der Mittellinie mit dem gegenseitigen zusammenstösst. Im Bereich der Tubenrinne schliesst er diese — ohne Rücksicht auf seinen Kontraktionszustand, bloss durch seinen Tonus — ventral ab. Seine aktive Wirkung auf die Tuba ist offensichtlich gering, wie man sich dadurch überzeugen

kann, dass man einen Zug in der Faserrichtung ausübt: seine in schräger Richtung unter spitzen Winkeln von der oralen Seite her an den medial gewendeten Rand der lateralen Knorpelplatte inserierenden Sehnenfasern vermögen diesen Rand etwas lateral zu ziehen und können so das Tubenlumen ein wenig erweitern. Somit ist die von Rüdinger (29) angewendete Bezeichnung des Levator der Equiden als *Dilatator tubae medialis* gerechtfertigt.

Der Verlauf und die Insertion (Ursprung) des Tensor im Bereiche der Tuba wurden ebenfalls bereits geschildert. Er liegt dort lateral vom Levator (medial vom Pterygoideus lateralis bzw. medialis) und trennt sich von ihm erst am Ostium tubae, wo sich die Anfangsteile des Pterygo- und Palatopharyngeus zwischen sie einschieben. In seinem oralen Verlauf gelangt er zum Hamulus pterygoideus, um den sich seine Endsehne, von einer Bursa unterlegt, medial schlägt, worauf sie in das Gaumensegel ausstrahlt. Man kann die Wirkung dieses Muskels auf die Tuba, soweit dies eben am Kadaver möglich ist, dadurch prüfen, dass man seine Sehne oral vom Hamulus freilegt und dort an ihr einen medial gerichteten Zug ausübt. Wenn man dabei die mediale Knorpelplatte der Tubenrinne abhebt, was bis nahe gegen ihr aborales Ende leicht gelingt, so kann man erkennen, dass die laterale Platte durch die Zugwirkung von der medialen entfernt wird. Dass er aber auch eine erweiternde Wirkung auf das der direkten Beobachtung nicht mehr zugängliche aborale Ende der Tuba ausübt, kann man daraus entnehmen, dass die dort angespannten, an der früher geschilderten Lamelle der Fibrocarthilago basilaris inserierenden Fasern deutlich lateral ausweichen. Es dürfte also in diesem Bereiche die hier wahrscheinlich durch Kontakt der Wände geschlossene Tubenrinne durch die Wirkung des Tensor in ihrem dorsalen Anteil zum Klaffen gebracht werden. Der Tensor veli ist somit beim Pferde, wie dies ja allgemein auch für die übrigen

Säuger angenommen wird, ein Dilatator tubae. (Rüding: Dil. t. lateralis, v. Kostanecki: Abductor tubae.)

Der Stylopharyngeus entspringt an der medialen Wand des Stylohyoides und zieht oral zur lateralen Pharynxwand, wobei ein Teil sich etwas dorsal wendet und in die Schleimhaut des Bodens des Tubenvorhofes ausstrahlt, ein anderer teils sehnig, teils fleischig am ventralen Rand der Deckklappe inseriert. Er wird infolgedessen die Deckklappe kaudovertral ziehen und so an die laterale Wand pressen, somit das Ostium schliessen, wie man sich leicht am Kadaver überzeugen kann, wenn man den Zeigefinger der einen Hand in den Tubenvorhof schiebt und mit der anderen einen Zug auf den Muskel ausübt. Man spürt dann deutlich, wie sich die mediale Knorpelplatte gegen die laterale Wand bewegt.

Über die Pars palato-salpingo-pharyngea schreibt v. Kostanecki (14): „Sehr deutlich und ungemein stark entwickelt findet man diese Muskelschicht beim Pferde. Dieselbe nimmt am weichen Gaumen zu beiden Seiten des M. medialis palatini über dem Levator veli ihren Ursprung; an der Seitenwand des Nasenrachenraumes erstreckt sich dieses Ursprungsgebiet so weit lateralwärts, dass der Muskel nicht nur von dem Anfangsteil der membranösen Tuba, sondern eine grössere Strecke auch noch von dem pharyngealen Abschnitt des lateralen Knorpelhakens entspringt. Seine Ursprungsfasern kommen hier nahe an den Ursprung des Lev. veli (vom lateralen Knorpelhaken der Tuba) zu liegen, und ich sah zuweilen einige Fasern des Palatopharyngeus sich zum Levator hinzugesellen. Eine besonders schön entwickelte Portion dieser Muskelschicht, die sich aber erst weit oben als vollkommen differenzierter Teil abzweigt, geht als der M. salpingo-pharyngeus der Autoren an den medialen, an seinem pharyngealen Ende muschelartig gewölbten Knorpelwulst, der hier wie eine frei bewegliche Klappe über der Tubenmündung liegt, und inseriert breit an dessen ganzem unteren Rande.“

Die im Bereich des Tubenvorhofes befindlichen, am Rande der lateralen Knorpelplatte, sowie am Tubenboden entspringenden und zum Gaumensegel ziehenden Anteile dieser Muskelpartie sind so minimal entwickelt, dass sie kaum eine nennenswerte Wirkung hervorbringen werden. (Wenn man eine solche konstruieren wollte, so müsste man der ganzen Situation nach annehmen, dass durch den Zug der Fasern eine geringe Erweiterung des Lumens im Bereich des Tubenvorhofes resultieren würde.) Aber auch der Salpingopharyngeus, der mittels einer breiten, aber schwachen Sehnenplatte am ventralen Rande der Deckklappe entspringt und seine in ventrokaudaler Richtung ziehenden Fasern dem Palatopharyngeus zusendet, ist eine recht schwache Muskelpartie desselben und seine Wirkung ist demgemäss gering. Sie beschränkt sich, wie man durch Zug konstatieren kann, darauf, die Deckklappe ventral zu ziehen und — in ähnlicher Weise wie der Stylopharyngeus — einen Verschluss des Ostiums herbeizuführen¹⁾.

Wenn wir die Wirkung aller dieser zur ersten Gruppe gehörenden Muskeln, welche an der Tuba inserieren, betrachten, so sehen wir wohl, dass sie einen Einfluss auf die Weite des Tubenlumens haben, aber wir finden keinen darunter, der imstande wäre, die Deckklappe von der lateralen Wand abzuziehen, also eine offene Kommunikation zwischen der Rachenhöhle und dem Tuben- bzw. Luftsacklumen herzustellen. Diese wichtige Funktion kommt eigentümlicherweise als sekundäre Wirkung jenen Muskeln zu, welche der zweiten Gruppe angehören, also nicht an der Tuba inserieren, sondern nur in Lagebeziehungen zu ihr stehen: dem Palato- und Pterygopharyngeus. Diese beiden Muskeln stellen im Verein mit dem Palatinus

¹⁾ Dagegen Peter (25), welcher bei Besprechung der Wirkung von Tensor und Levator veli schreibt: „Unterstützt wird diese Wirkung durch den M. salpingo-pharyngeus, welcher vermöge seiner Anheftung die Deckklappe direkt abhebt.“

eine zusammenhängende, mittels der Aponeurosis palatina am Choanenrand des Gaumenbeines, ferner fleischig am medialen Rand desselben und am Flügelbein entspringende Muskelmasse dar, von welcher der orale Anteil dem Palatinus, der aborale den beiden erstgenannten Muskeln angehört. Die Fasern dieses Anteiles ziehen ventrokaudal und aus ihnen differenziert sich — allerdings unvollkommen — ein dorsaler Abschnitt, der Pterygopharyngeus, während die Hauptmasse der Fasern den Palatopharyngeus bildet. Dieser inseriert, in der Seitenwand des Pharynx verlaufend, teils am dorsalen Rand des Schildknorpels, teils strahlt er in die dorsale Wand der Rachenhöhle bis zur Mittellinie (Raphe pharyngis) aus. Seine Wirkung wurde schon früher geschildert, sie besteht unter anderem in einer starken Verkürzung der Seitenwand des Pharynx. Nun geht aber aus dieser Wand ohne Grenze (s. S. 553) die laterale Wand des Tubenvorhofes hervor, liegt somit im Bereiche des Muskels und wird demnach auch verkürzt. Infolgedessen nähern sich beide Winkel des Ostiums. Der orale, der lateralen Wand flach anliegende Teil der Deckklappe gibt dieser Verkürzung dadurch nach, dass er sich, entsprechend der medial gerichteten Wölbung des aboralen Anteiles ebenfalls in dieser Richtung vorwölbt; die Winkel runden sich ab, das Ostium wird zum weiten Klaffen gebracht und der Tubenvorhof steht nun mit der Rachenhöhle in offener Kommunikation. Da aber das Lumen des Vorhofes in jenes des dorsalen Anteiles der Tubenrinne übergeht, so ist dann auch da eine Verbindung geschaffen.

Wir können dieses Verhalten am Kadaver imitieren, indem wir den Kehlkopf empordrängen und auf diese Art ähnliche Verhältnisse schaffen, wie sie durch die Kontraktion des Palatopharyngeus bedingt werden: wir sehen dann das Ostium weit klaffend vor uns. Wenn wir aber bei diesem Versuch die Tubenrinne von der Ventralseite her betrachten, so sehen wir, dass ihre gegen den Luftsack gerichtete Spalte in ihrer ganzen

Ausdehnung geschlossen bleibt, dass also die Verkürzung der lateralen Pharynxwand wohl eine freie Kommunikation der Rachenhöhle mit dem Tubenvorhof und dem Lumen der Tubenrinne, aber nicht mit der Luftsackhöhle erzeugt. Das letztere hängt mit dem Verhalten der Schlussfalte zusammen: diese wird bei der Verkürzung der lateralen Pharynxwand und der hierdurch im oralen Teil der Tuba hervorgerufenen Distanzvergrößerung zwischen den Tubenwänden wohl vielleicht etwas angespannt, aber ihr Rand bleibt, während er an der lateralen Wand dorsal gleitet, dennoch in Berührung mit derselben.

Der Pterygopharyngeus, welcher die am meisten dorsal gelegene, am Flügelbein entspringende Partie des vorgenannten Muskels repräsentiert, zieht zunächst an der lateralen Wand des Pharynx, dann jener des Tubenvorhofes kaudal und etwas ventral, begibt sich in der Gegend des oralen Endes der Tubenrinne in einem medial gewendeten Bogen auf die dorsale Pharynxwand, wo er, der Luftsackschleimhaut anliegend, in der Raphe mit dem gegenseitigen zusammenstösst. In diesem Verlauf überkreuzt er den ventralen Rand der Deckklappe, ohne sich dort zu befestigen. Bei seiner Kontraktion wird er den kranialen Anteil der dorsalen Pharynxwand dorsooral ziehen und, mit dem der Gegenseite gleichzeitig wirkend, die ventralen Ränder der rechten und linken Deckklappe — welche von den beiderseitigen Muskeln wie von einem Gurt umfasst werden — und mit diesen jene der beiden Knorpelplatten einander nähern. Dadurch werden nicht nur diese, sondern auch die Schlussfalten von den lateralen Wänden abgezogen. Auf diese Weise wird durch die Kontraktion der Pterygopharyngei das Luftsacklumen mit jenem der Tubenrinne in eine offene Kommunikation gebracht. Man kann dieses Verhalten an einem Präparat, bei welchem der Unterkiefer entfernt, die dorsale Pharynxwand in toto erhalten, die Luftsäcke zur Beobachtung der Tuben-

rinne eröffnet und die Pterygopharyngei an ihrem Ursprung freigelegt sind, durch Zug an den Muskeln zur Darstellung bringen.

Wenn wir nun die Wirkung der Muskeln auf die Tuba zusammenfassen, so finden wir, dass sowohl die vollständige Eröffnung als der Verschluss derselben von mehreren Muskeln besorgt wird. Bei der Eröffnung bewirkt der Levator veli eine Erweiterung des Tubenlumens vom Vorhof an bis zum Processus muscularis, der Tensor unterstützt ihn hierbei und setzt die Erweiterung bis ans tympanale Ende der Tuba fort, der Seitenteil des Palatopharyngeus öffnet das Ostium, stellt also die Kommunikation zwischen der Rachenhöhle und dem Tubenlumen her und der Pterygopharyngeus schliesslich öffnet dieses gegen die Luftsackhöhle.

Beim Verschluss der Tuba ist zu berücksichtigen, dass, wie noch genauer ausgeführt werden wird, im Ruhezustand gewisse Partien derselben (das Ostium und das tympanale Ende) geschlossen sind, so dass die Muskelaktion sich teils auf eine Beschleunigung des Verschlusses, teils auf eine Verstärkung desselben am pharyngealen Tubenende beschränken wird. Hier kommen bezüglich des Ostiums nur der Stylo- und Salpingopharyngeus in Betracht, welche bei ihrer Kontraktion den Ventralteil des Tubenvorhofes in eine grössere Distanz vom dorsalen bringen, so die mediale Wand der lateralen nähern und dadurch die Tube oral abschliessen werden. (Es braucht wohl nicht erst hervorgehoben zu werden, dass alle jene Muskeln, welche einer Verkürzung der seitlichen Pharynxwände entgegenwirken, indirekt ebenfalls an dem Verschluss des Ostiums beteiligt sind.) Bezüglich des tympanalen Tubenendes ist es als sicher anzunehmen, dass bei dessen Verschluss überhaupt kein Muskel mitwirkt, sondern dass er automatisch erfolgt.

VIII. Gegenseitige Beziehungen zwischen Tubenbewegung, Schlingakt und Luftsack.

Alle die Muskeln, welche eine Wirkung auf die Tuba ausüben, haben aber die Hauptaufgabe, beim Schlingakte mitzuwirken. Deshalb kann hier dasjenige, was früher über die hervorragende Bedeutung desselben für die Grössen- und Formverhältnisse der Luftsäcke gesagt worden ist, bezüglich seines Einflusses auf die Öffnung und den Verschluss der Tuben wiederholt werden, indem die im Ruhezustand gegen den Pharynx abgeschlossene Tuba der Equiden während des Schlingaktes geöffnet und ihr Lumen mit jenem des Luftsackes in Verbindung gebracht wird.

Die Tuben der Equiden stimmen also, trotz ihrer grossen Verschiedenheiten gegenüber jenen der meisten anderen Säuger, in Hinsicht des Zusammenhanges ihrer Bewegungen mit dem Schlingakt, vollkommen mit ihm überein¹⁾. Während aber bei den meisten anderen Säugern das zeitliche Zusammentreffen der Tubenbewegungen mit dem Schlingakt — bezw. der Umstand, dass sie durch ihn ausgelöst werden — für den letzteren keine besondere Bedeutung besitzt, stellt sich dies bei den Equiden ganz anders dar. Hier findet sich ein besonderes, teils bereits geschildertes (Zungenbein), teils noch zu besprechendes, von der allgemeinen Norm abweichendes anatomisches Verhalten bei einigen für die Schlingmechanik mass-

¹⁾ Moos (18) schreibt hierüber: „Toynbee war der erste, welcher, teils auf Versuche, teils auf vergleichend-anatomische Studien gestützt, bewiesen hat, dass die Eustachische Röhre im Zustand der Ruhe geschlossen ist, dass die Gaumenmuskeln das Öffnen derselben vermitteln und dass dieses während des Schlingaktes geschieht.“

gebenden Teilen der Umgebung des Pharynx vor. Der diesen Besonderheiten angepasste Pharynx wäre aber nicht imstande, seine Aufgaben beim Schlingakte voll zu erfüllen, wenn nicht irgend eine Einrichtung zur Kompensation vorhanden wäre. Als eine solche sind die Luftsäcke anzusehen, welche jedoch, wie noch ausgeführt werden wird, nur dann den an sie gestellten Anforderungen entsprechen können, wenn ihr Hohlraum während des Schlingens durch Vermittlung des Tubenvorhofes in eine temporär offene Kommunikation mit der Rachenhöhle tritt. Da also der ungestörte Ablauf des Schlingaktes nur unter Mitwirkung der temporär gegen die Rachenhöhle offenen Luftsäcke möglich ist, eine Eröffnung der Luftsäcke aber hauptsächlich infolge der durch den Schlingakt ausgelösten Tubenbewegungen erfolgen kann, so sind bei den Equiden die Bewegungen der Tuben von wesentlicher Bedeutung für den Schlingakt.

IX. Anatomische und physiologische Besonderheiten der Equiden.

Von den bei den Equiden vorkommenden Besonderheiten, welche direkt oder indirekt auf die Schlingmechanik einen Einfluss üben, ist die eine — am skelettierten Kopf — schon äusserlich auffallend und zwar derart, dass sie selbst dem ungeschulten Beobachter in die Augen springt: die mächtige Entwicklung des Unterkiefers¹⁾. Dieser ist nicht nur in seinen Längendimensionen im Vergleich zum an sich

¹⁾ Besonders massig ist der Unterkiefer — wie überhaupt der ganze Schädel — bei *Equus asinus* entwickelt. Nicht umsonst lässt die Bibel Samson tausend Philister mit einem „Eselskinnbacken“ erschlagen (Buch der Richter, Kap. 15).

sehr langen Equidenschädel reichlich bedacht — was ja nichts Besonderes wäre — sondern vor allem in Bezug auf die Tiefenmasse, deren Mächtigkeit speziell den plattenartig gestalteten aboralen Teilen (Unterkieferästen) ihr charakteristisches Gepräge verleiht. Dort ist die Höhe des Unterkiefers so bedeutend, dass der auf dessen ventrale Ränder gestellte Knochenschädel eine fast doppelt so grosse Distanz zwischen dem Keilbeinkörper und der horizontalen Unterlage aufweist, als der Höhendurchmesser der Schädelkapsel an der entsprechenden Stelle beträgt.

Dazu kommt noch eine andere Besonderheit, welche zwar nicht auf den ersten Blick auffällt, aber trotzdem eine noch grössere Bedeutung besitzt als die eben erwähnte bezw. erst im Zusammenhalt mit ihr zu dieser Bedeutung gelangt: die im Zusammenhalt mit ihr zu dieser Bedeutung gelangt: die steile Stellung der beiden Unterkieferhälften und die besondere Schmalheit des von ihnen lateral begrenzten Raumes, der in seinen Breitendimensionen keiner Zunahme fähig ist, weil der Unterkiefer der Equiden einen einheitlichen Knochen darstellt — ein Verhalten, welches wir ja auch bei vielen anderen Säugern finden (Homo, Quadrumanen, Suiden etc.) — also keine Distanzvermehrung zwischen seinen Hälften zulässt.

Im Zusammenhalt mit dem Erwähnten gelangt aber auch noch ein anderes hierher gehörendes anatomisches Verhalten zu einer erhöhten Bedeutung: die relativ grosse Distanz zwischen dem Choanenrand der Gaumenbeine und dem Kopfgelenk, also die Länge desjenigen Schädelteiles, welcher im allgemeinen bei den Säugern die dorsale Begrenzung des Pharynx bildet. Diese Distanz verhält sich bei den Equiden (gemessen wurden Pferd, Esel, Maultier, Zebra) zu derjenigen zwischen Kopfgelenk — vom ventralen Rand des Foramen occipitale magnum gemessen — und dem Zahnrand des Zwischenkiefers mit mini-

malen Abweichungen wie 48:100; dies fällt um so mehr ins Gewicht, wenn man berücksichtigt, dass der Equidenschädel, wie bereits betont wurde, in seiner Gänze hervorragend in die Länge entwickelt ist¹⁾.

Ferner ist hier das von der allgemeinen Norm abweichende Verhalten des Zungenbeines anzuführen, dessen Einfluss auf die Exkursionen des Kehlkopfes bereits geschildert wurde. Es sei noch einmal hervorgehoben, dass der Kehlkopf der Equiden infolge der besonderen Längenentwicklung des Hyodis — vor allem der Stylohyoide — in einer grösseren Entfernung vom aboralen Teil der Schädelbasis gehalten wird und dass er wegen der geringen Gliederung des Hyoides und der relativ geringen Beweglichkeit desselben auch verhältnismässig weniger beweglich ist als jener der meisten anderen Säuger.

Die Länge des Hyoides lässt sich wohl ohne weiteres als notwendige Folge der grossen Höhe der Kieferäste und die dadurch bedingte tiefe Lage des aboralen Zungenabschnittes auffassen.

Diese Besonderheiten betreffen die Knochen; von den Weichteilen ist das schmale Gaumensegel durch seine Länge und seine schräge Lage auffallend, doch ist diese Beschaffenheit, wie weiter unten ausgeführt werden wird, nur eine Folge der Anpassung an die Verhältnisse der Knochen. Zur Ergänzung dessen, was betreffs der Schmalheit des Raumes zwischen den beiden Unterkieferhälften gesagt wurde, muss noch hinzugefügt werden, dass dieser Raum eine bedeutende Verengung durch die dort befindliche Muskulatur, speziell die an der medialen Seite der Unterkieferäste breit inserierenden Pterygoidei mediales erfährt (s. S. 533). Diese Verengung nimmt in dorsaler Richtung — gegen die Schädelbasis — noch

¹⁾ Bei vielen Säugern, welche keine Tubendivertikel besitzen, wird dasselbe Verhältnis erreicht, ja sogar übertroffen; aber es ist dann stets entweder eine relativ viel geringere Längen- und besonders Höhenentwicklung des Unterkiefers (Carnivoren, viele Nager, Lemuren etc.) oder eine relativ bedeutende Vermehrung der Breitedimensionen des zwischen den Unterkieferhälften befindlichen Raumes vorhanden (Lepus).

zu, weil die Ursprungsstelle der Pterygoidei an der Schädelbasis der Medianebene bedeutend näher liegt als ihre Anheftungsstelle am Kiefer, so dass ihre medialen Flächen gegeneinander geneigt dorsal verlaufen.

Wenn wir nun das Gesagte zusammenfassen und die Konsequenzen davon betrachten, so sehen wir, dass sich ventral von der Schädelbasis, zwischen den Unterkieferästen ein relativ sehr hoher und langer, aber sehr schmaler Raum befindet, in welchen das Hyoid schräg oroventral derart hineinragt, dass nur ein ganz kleiner Teil des Stylohyoides und zwar dessen schädelnahes Ende nicht in seinen Bereich kommt. Durch das lange, relativ wenig bewegliche Hyoid wird der Kehlkopf, von welchem wieder der Pharynx abhängig ist, stets teilweise im Bereiche dieses Raumes gehalten, ohne dass er jedoch dorsal weit in ihm emporrücken könnte: eine etwas weitergehende Annäherung an den aboralen Teil der Schädelbasis hindert das Hyoid, an deren oralen Teil die dorsal zunehmende gegenseitige Annäherung der Pterygoidei mediales. Er kann somit weder ganz innerhalb, noch ganz ausserhalb des Bereiches der Kieferäste gelangen und bleibt stets in der Gegend des Kieferwinkels. Diese Stelle liegt aber in caudoventraler Richtung sehr weit vom Choanenrand der Gaumenbeine und deshalb muss das sich von dort zur Zungenwurzel erstreckende, ihr mit seinem freien Rand unmittelbar vor dem Kehldeckelgrunde dicht anliegende Gaumensegel eine bedeutende Länge besitzen und in einer sehr schrägen Richtung kaudoventral verlaufen. Wegen der Enge des ihm zur Verfügung stehenden Raumes ist es zugleich schmal; deshalb und weil die aborale Anheftungsstelle seiner Seitenränder an den Chondrohyoiden nur sehr wenig dorsooral verschoben werden kann, ist seine Fähigkeit, sich in der Längsrichtung zu verkürzen, sehr gering — was auch in der sehr schwachen Entwicklung des hierzu bestimmten *M. palatinus* seinen Ausdruck findet — und die

Eröffnung des Isthmus faucium erfolgt fast ausschliesslich nur beim Schlingakt und zwar dadurch, dass die durch Zungenmuskelwirkung schlundwärts bewegten festen oder flüssigen Stoffe den kaudalen Teil des Gaumensegels empordrängen, um in die Rachenhöhle gelangen zu können.

Die Mundhöhle der Equiden ist infolgedessen von der Rachenhöhle — ausser beim Schlingakt — nahezu ganz abgeschlossen, so dass Pferde, bei denen der Luftzutritt durch die Nasenhöhle unmöglich wird, ersticken müssen. Müller (21) schreibt hierüber: „Pferde vermögen nur durch die Nase und nicht durch das Maul zu atmen . . .“, ferner: „Die Luft kann durch denselben (den Isthmus) nur sehr schwer und bei grösster Atemnot eingezogen werden, wenn der Durchgang durch die Nase aufgehoben ist, wobei die Pferde das Maul weit aufsperrten, mit vorgestrecktem Kopfe und Hals steif und unbeweglich stehen und am ganzen Vorderteil des Körpers zu schwitzen anfangen. Nach 18 bis 20 Minuten, wenn kein anderer Weg für die Luft geschaffen wird, stürzen die Tiere tot nieder.“

Noch weniger als die Einatmung ist eine Ausatmung möglich, weil hier noch die klappenventilartig wirkende Anlagerung des Gaumensegels an den Zungenrund einen mechanischen Abschluss hervorruft. Deshalb gelangen feste und flüssige Stoffe, welche in die Rachenhöhle gelangt sind — wenn ein Abschlingen nicht möglich ist — durch die Nasenhöhle nach aussen.

Die Schmalheit des Gaumensegels bedingt aber bei den Equiden auch eine geringere Möglichkeit, Exkursionen im Sinne einer Ausbauchung gegen die Rachenhöhle auszuführen, wie sie beim Abschluss des Nasen- vom Kehlrachen während des Schlingens bei den Säugern ausgeführt werden und deshalb tritt hier, wie noch ausgeführt werden wird, die dorsale Pharynxwand infolge ihrer grösseren Bewegbarkeit vikariierend ein.

Da sich also die ventrale Pharynxwand sehr weit oral am Schädel ansetzt, so würde, wenn bei den Equiden der allgemeinen Norm analoge Verhältnisse herrschen würden, für die schädelseitige Begrenzung der Rachenhöhle eine ganz enorm lange, aber schmale Fläche zur Verfügung stehen. Dementsprechend müsste dann — immer unter Voraussetzung der sonst geltenden Norm — der Schädelansatz der dorsalen Pharynxwand und mit ihm diese selbst bedeutend mehr kaudal

gerückt erscheinen. Die Distanz zwischen der ventralen und dorsalen Pharynxwand wäre dann ungemein gross und dadurch würde der für den ungestörten Ablauf des Schlingaktes unumgänglich notwendige Abschluss des kranialen Rachenraumes (Nasenrachen) vom laryngealen (Kehlrachen) verhindert werden.

Dieser Abschluss wird, wie bekannt, hauptsächlich durch das Zusammenwirken der beiderseitigen Levatores veli palatini und Pterygopharyngei zustande gebracht, von welchen die ersteren die ventrale Pharynxwand (Velum), die letzteren die dorsale schleifenartig umfassen und durch ihre gleichzeitige Kontraktion gegenseitig bis zur Berührung nähern. Diese Abschnürung des Nasen- vom Kehlrachen ist deshalb beim Schlingen absolut notwendig, weil sonst das Abzuschluckende in den Nasenrachen gelangen kann. Das Gaumensegel des Pferdes ist aber, wie erwähnt, relativ sehr wenig beweglich und könnte der unter den angenommenen Verhältnissen weit kaudal von ihm befindlichen dorsalen Pharynxwand zu wenig genähert werden und diese selbst könnte — eine noch so lockere Verbindung mit der Umgebung vorausgesetzt — niemals so weit von ihrer Unterlage abgezogen werden, um einen Abschluss zu ermöglichen. Damit also dieser erfolgen kann, ist der Schädelansatz der dorsalen Pharynxwand und mit ihm diese selbst stark oral gerückt und als Folge davon erübrigt ventral vom kaudalen Teil der Schädelbasis ein Raum, welcher eigentlich in das Cavum des Pharynx einbezogen sein sollte, tatsächlich jedoch von den Luftsäcken eingenommen wird. Dadurch wird die dorsale Pharynxwand an ihrer oralen und kaudalen Fläche frei und erlangt so eine derartige Bewegbarkeit, dass sie der ventralen bis zum vollständigen Abschluss des Nasen- vom Kehlrachen genähert werden kann.

Aus dieser grossen Beweglichkeit der dorsalen Pharynxwand lässt sich aber auch die relativ geringe Beweglichkeit der Verbin-

dungen des Hyoides ableiten, welches dadurch eine erhöhte Festigkeit erlangt und so zu einer besseren Stütze bei der Regulierung der Pharynxbewegungen' wird.

X. Kompensation der Besonderheiten.

Wenn wir nun fragen, ob die Ausfüllung des genannten Raumes durch luftführende Säcke die vorteilhaftesten Bedingungen für das Funktionieren des Pharynx bietet, so ist diese Frage unbedingt zu bejahen. Es wurde früher ausgeführt, dass der Raum unter verschiedenen Bedingungen seine Grösse und Form ändern, dass er sich akkomodieren muss. Wäre er durch etwas anderes als Luft ausgefüllt, nehmen wir irgend ein Gewebe an, z. B. Fettgewebe, so könnte dieses gewiss nicht rasch genug dem oft rapid erfolgenden Wechsel der Grössen- und Formverhältnisse des Raumes folgen. Viel günstiger würde sich die Ausfüllung mit irgend einer Flüssigkeit gestalten, z. B. mit Synovia nach Art der Bursae mucosae, aber dann müssten besondere Reservoirs vorhanden sein, weil sich ja eine Flüssigkeit mechanisch weder komprimieren noch ausdehnen lässt und deshalb die Möglichkeit haben müsste, bei dem erwähnten Wechsel irgend wohin auszuweichen. Luft dagegen, als gasförmiger Körper, lässt sich komprimieren und wieder ausdehnen und wenn eine Vermehrung oder Verminderung ihres Gasdruckes einen Ausgleich erfordert, so kann für einen solchen sehr leicht, ohne ein besonderes Reservoir, bloss durch das Vorhandensein einer Kommunikation mit der luftführenden Umgebung, also hier der Rachenhöhle, gesorgt sein, wie dies ja auch tatsächlich der Fall ist. Es fragt sich noch, ob es notwendig erscheint, dass gerade die Tuben durch Ausbildung ihrer Divertikel zur Ausfüllung dieses Raumes herangezogen

sind. Die Antwort muss hier „nein“ lauten, denn es ist gar nicht einzusehen, warum nicht auch von den Tuben unabhängige, mit den oberen Luftwegen in Kommunikation stehende Luftsäcke ihren Zweck gerade so gut erfüllen könnten. In der Tat finden sich nach Vrolik (34) (zit. nach Milne-Edwards [17]) bei Babirussa grosse Luftsäcke, welche nicht mit den Tuben zusammenhängen, sondern in den kaudalen Teil der Nasenhöhle münden.

Der Hirscheber, *Porcus babirussa* gehört zur Familie der Suiden und die Proportionen seines Kopfskeletes weisen, wie ich mich überzeugen konnte, im wesentlichen eine grosse Übereinstimmung mit jenen des Wildschweines auf. Während aber beim Wildschwein die Kieferäste ventral stark auseinanderweichen und der Raum zwischen ihnen sich verbreitert, sind sie beim Hirscheber fast senkrecht gestellt und der Raum zwischen ihnen ist deshalb relativ viel enger. Infolgedessen tritt bei letzterem gegenüber dem Wildschwein eine Distanzvergrösserung zwischen den ventralen Rändern der Unterkieferäste und dem Keilbeinkörper ein¹⁾, also ein Verhalten, das sich jenem bei den Equiden nähert. Allerdings fehlt bei Babirussa die den Equiden zukommende Distanzvermehrung zwischen den Choanenrändern der Gaumenbeine und dem Kopfgelenk und vielleicht ist hierin die Ursache dafür zu suchen, dass die Tuben nicht zur Luftsackbildung herangezogen sind. Dagegen ist die dem Keilbein angelagerte Partie jedes Flügelbeines dorsal zu je einer blind endigenden, durch Knochenleisten in eine laterale grössere und mediale kleinere Abteilung gebrachten, ventral weit offenen Höhle von Haselnussgrösse ausgebuchtet. Diese Höhlen dürften mit den Luftsäcken in Beziehung stehen. Die geschilderten Unterschiede zwischen Wildschwein und Babirussa, welche bei letzterem Verhältnisse zeigen, die jenen bei den Equiden ähneln, lassen wohl den Schluss zu, dass hier analoge Vorbedingungen zu analogen Folgen, d. i. zur Luftsackbildung geführt haben. Andererseits kann man das Vorkommen von Luftsäcken ohne Beziehungen zur Tuba als einen weiteren Beweis gegen die Theorie betrachten, die Luftsäcke seien zur Verbesserung der Hörwahrnehmungen vorhanden.

¹⁾ Die Distanz zwischen dem Keilbeinkörper und der horizontalen Unterlage des auf die ventralen Kiefernänder gestellten Schädels verhält sich zum vertikalen Durchmesser des Schädels an der korrespondierenden Stelle des Keilbeines beim Wildschwein wie 10:10, beim Hirscheber wie 13:10. Die erstgenannte Distanz verhält sich zu jener zwischen den Rändern beider Unterkieferäste beim Wildschwein wie 7:10, beim Hirscheber wie 10:5:10.

Was die anderen Besitzer von Luftsäcken, Tapirus und Hyrax anbelangt, so spricht die Gestaltung ihres Kopfskeletes dafür, dass das Vorhandensein ihrer Luftsäcke auf ähnliche Ursachen zurückzuführen sein dürfte, wie bei den Equiden. Bei Tapirus und ganz besonders auffallend bei Hyrax finden sich enorm flächenhaft entwickelte, hohe, steil gestellte Unterkiefer und eine verhältnismässig grosse Distanz zwischen dem Kopfgelenk und dem hinteren Choanenrand. Dagegen ist der Raum zwischen den Kieferästen relativ breit. Mit dem letztangeführten Verhalten wäre hier ein bei den Equiden hervorgehobenes, für die Erklärung des Vorhandenseins von Luftsäcken wichtiges Moment scheinbar ausgeschaltet. Die Betrachtung der Insertionsstellen von Masseter und Pterygoideus medialis ergibt aber, dass sowohl bei Tapirus als bei Hyrax eine kolossale Entwicklung des letzteren Muskels zu Ungunsten des ersteren vorhanden sein muss, so dass der Raum zwischen den Kieferästen durch die Pterygoidei jedenfalls in ähnlicher Weise eingeengt sein dürfte, wie dies bei den Equiden der Fall ist.

Die Heranziehung der Tuben zur Bildung von Luftsäcken stellt sich aber jedenfalls als die einfachere Lösung dar, weil dadurch ein bereits vorgebildeter, mit der Rachenhöhle in Verbindung stehender, luftführender, an der Ventralseite häutiger, also leichter erweiterbarer Kanal diesem Zwecke dienstbar gemacht ist, während sonst neue Formationen hätten geschaffen werden müssen. Natürlich ist es dann notwendig, dass die Tuben dieser neuen Aufgabe entsprechend angepasst sind, denn die schwankenden Luftdruckverhältnisse in den Luftsäcken würden sonst einen störenden Einfluss auf die Gehörtätigkeit ausüben, weshalb für einen temporären Abschluss des Tuben vom Luftsacklumen vorgesorgt sein muss. Wir können am exakten Funktionieren der Tuben erkennen, dass dies in vollkommener Weise erreicht ist.

XI. Versuche über den Abschluss des Tubenlumens gegen den Hohlraum der Luftsäcke, gegen die Rachenhöhle und gegen das Cavum tympani.

Bevor ich mich der Schilderung des Ablaufes der Tuben- und Luftsackfunktionen zuwende, muss ich noch auf einige, bereits früher kurz angedeutete Punkte näher eingehen; vor allem darauf, dass das Lumen der Tuben gegen jenes der Luftsäcke im Zustande der Ruhe abgeschlossen ist. Dies lässt sich schon durch die Besichtigung der Tubenrinne von den eröffneten Luftsäcken aus als wahrscheinlich annehmen¹⁾. Diese Annahme wird durch einen Versuch bekräftigt, den ich wiederholt an Kadavern vorgenommen habe.

Ich verwendete dazu frisches, noch lebenswarmes Material. Um die schon früher als Fehlerquellen angegebenen Zusammenhangstrennungen (s. S. 524) tunlichst auszuschalten, wurden die Versuche nicht an sagittal halbierten Köpfen angestellt, wie dies von den Autoren bisher geübt wurde, sondern an solchen, bei welchen die Rachenhöhle folgendermassen zugänglich gemacht war: ungefähr 2 cm oral von der Verbindungslinie der beiden lateralen Augenwinkel wird der Kopf in einer Frontalebene bis zur Schädelbasis durchsägt. Bei Anwendung eines Mundöffners gelingt dies, ohne dass der Unterkiefer verletzt wird, doch bringt ein Ansägen (nicht Durchsägen!) des letzteren keinen nennenswerten Nachteil für das Gelingen der Versuche mit sich. Nach dem Durchsägen werden jederseits die Wangen nebst ihrer muskulösen Grundlage von den Lippenwinkeln an bis zur Stelle des Sägeschnittes mit dem Messer durchgeschnitten. Dann wird der Gesichtsteil des Kopfes, indem man ihn nach rechts und links hebt, unter Durchtrennung der Weichteile, welche ihn etwa noch mit den aboralen Partien verbinden, gänzlich entfernt (Textfig. 1). Dadurch wird die Rachenhöhle unter Schonung ihrer dorsalen Wand zugänglich gemacht und die Tuben-

¹⁾ Vergl. auch Ellenberger-Baum (5), welche darüber schreiben: „Der Hohlraum der Ohrtrumpete geht in deren ganzer (?) Ausdehnung spaltartig in den Hohlraum des Luftsackes über. Die Muskeln (M. tensor und levator veli palatini) dürften jedoch so fest anliegen, dass der Hohlraum der Trompete vollkommen von dem des Luftsackes geschieden und nur bei der Muskelwirkung geöffnet wird.“

ostien liegen frei vor dem Untersuchenden. Während bei Sagittalschnitten der Zusammenhang der für die Untersuchung wichtigen Teile größtenteils verletzt wird und beim totalen Durchsägen des Kopfes in der Frontalebene, wie es von Peter (25) zum Zwecke



Fig. 1.

der Injektion angegeben wurde, sowohl die vom oralen Teile des Unterkiefers isolierten Kieferäste, als auch die quer durchsägten Hyoide eine unter natürlichen Verhältnissen nie vorhandene Beweglichkeit erlangen, werden bei meiner Methode fast gar keine für die Mechanik dieser Teile wichtigen Zusammenhänge gelöst. Ich

habe sie deshalb auch stets bei den später zu schildernden Injektionen der Luftsäcke angewendet. Da aber, wie schon früher erwähnt wurde, sogar die quere Durchschneidung der Luftröhre die Resultate beeinflusst, habe ich fast durchwegs, unter Anwendung derselben Methode, am ganzen Kadaver Kontrolle geübt. Wo sich dies nicht gut durchführen liess, suchte ich das Verhalten am ganzen Kadaver durch ein tunlichst genaues Nachahmen der natürlichen Verhältnisse an Objekten zu rekonstruieren, bei welchen der Kopf im Zusammenhang mit einem grösseren Teile des Halses abgesetzt worden war.

Wenn man durch das Ostium mittels eines Tubulus Luft in den Luftsack bläst, so sieht man an der deutlich vortretenden Wölbung der dorsalen Pharynxwand der betreffenden Seite, dass der Luftsack stärker ausgedehnt ist. Er bleibt dies auch, wenn der Tubulus rasch genug zurückgezogen wird, weil der Tubenvorhof durch den oralen Rand der Deckklappe, welcher der lateralen Pharynxwand innig anliegt, von der Rachenhöhle abgeschlossen wird. Wenn man nun diesen Rand mit einem Instrument derart abhebt, dass der Vorhof mit der Rachenhöhle durch das jetzt weit klaffende Ostium frei kommuniziert, so bleibt die erwähnte Vorwölbung der dorsalen Pharynxwand, welche eine stärkere Luftfüllung anzeigt, bestehen. Dasselbe kann man beobachten, wenn man durch manuelles Empordrücken des Kehlkopfes vom Kehlgang her die Seitenwände des Pharynx verkürzt und so — die Kontraktionswirkung des *M. palatopharyngeus* imitierend — das Ostium zum Klaffen bringt: die Vorwölbung bleibt und trotz sogar einem gar nicht unansehnlichen Druck mit den Fingern. Jetzt suche man die nach dem Absägen des Gesichtsteiles übrig gebliebenen Stümpfe der beiden Pterygopharyngei auf, was bei einiger Übung leicht gelingt, lege sie so weit frei, dass man sie mit je einer Pinzette fassen kann und übe auf sie mit beiden Pinzetten gleichzeitig einen Zug in ihrer Faserichtung aus, während man das Ostium von einem Gehilfen auf eine der beiden oben erwähnten Arten klaffend erhalten lässt: schon beim leichten Anziehen entleert sich

hauchend der Luftsack und die Wölbung der Pharynxwand sinkt ein. Dieses Experiment kann man mit demselben Resultat auch an beiden aufgeblasenen Luftsäcken zugleich ausführen. Man kann aber auch einzig und allein durch Zug auf die Pterygopharyngei das Ostium zum leichten Klaffen bringen und gleichzeitig eine Entleerung der Luftsäcke bewerkstelligen; allerdings muss dann so kräftig angezogen werden, dass eine derartige Wirkung dieser relativ schwachen Muskeln in vivo kaum denkbar erscheint. Durch diesen Versuch wird das, was früher von der Wirkung der Tubenmuskulatur und von der Aufgabe der Schlussfalte gesagt wurde (s. S. 562) bestätigt und vor allem, soweit dies eben am Kadaver möglich ist, der Beweis vom Abschluss des Lumens der Luftsäcke gegen jenes der Tuben im Ruhezustande geliefert. Damit soll nicht etwa gesagt sein, dass der Verschluss genug fest sei, um auch einem bedeutend vermehrten Luftdruck standhalten zu können: dass dies nicht der Fall ist, davon kann man sich auf eine andere Weise überzeugen. Zu diesem Zweck führt man durch einen mit dem Messer nach der Methode von Chabert (s. S. 504) im M. jugulohyoideus gemachten kleinen Schlitz einen Tubulus in den Luftsack eines noch frischen toten oder eines lebenden Pferdes und bläst nun Luft ein¹⁾: bei stärkerem Blasen hört man die Luft mit einem deutlich hörbaren Geräusch in den Pharynx entweichen. Zugleich sieht man, besonders wenn die Luftröhre quer durchgeschnitten ist, dass der Kehlkopf während des Einblasens ziemlich stark nach abwärts gedrängt wird, so dass ein grösserer Teil von ihm ausser den Bereich der Kieferäste gelangt als vorher. Wenn

¹⁾ Sussdorf (32) berichtet über einen ähnlichen Versuch Dégives: „Ja der Luftsack vermag, wie Dégive experimentell und auf Grund von Erfahrungen am erkrankten Tiere nachwies, seinen Inhalt nicht einmal schnell zu wechseln, insofern, als die künstlich in ihn durch äussere Öffnung eingeblasene Luft eine länger bestehende Anschwellung hinterliess.“

man dagegen Luft aspiriert, so kann man dies nur bis zu einem gewissen Grade: die Luftverdünnung bringt offenbar einen nur noch innigeren Abschluss des Ostiums mit sich, der ein Nachdringen von Luft aus dem Pharynx in den Luftsack verhindert. Der Kehlkopf steigt dabei empor und verschwindet zu einem grösseren Teil zwischen den Kieferästen. Wenn man aber während des Aspirierens am Kadaver den Kehlkopf zur Eröffnung des Ostiums vom Kehlgang aus manuell empordrückt, so gelingt nicht selten die Aufhebung des Widerstandes der Schlussfalte und es dringt Luft unter einem schlürfenden Geräusch aus der Rachenhöhle in den Luftsack ein. An lebenden Pferden ist es mir nicht gelungen, das letztere zu erzielen, doch ist dies kein Beweis gegen die Möglichkeit, auch hier den von der Schlussfalte gebildeten Verschluss durch starke Luftverdünnung im Luftsack zu sprengen, wenn das Ostium offen steht; beim Aspirieren können sich nämlich sehr leicht Schleimhautpartien vor die Öffnung des Tubulus legen, sie abschliessen und ein weitergehendes Luftaussaugen verhindern.

In Betreff der Tubenrachenmündung ist Folgendes zu sagen: Man hat früher vielfach angenommen, dass das Ostium beim Pferde permanent offen stehe (Rüdinger [29] u. a.). Peter (25) und in neuester Zeit Kämpfe (13) haben am Kadaver das Gegenteil nachgewiesen, allerdings am sagittal halbierten Kopf und ohne Berücksichtigung des soeben besprochenen Verhältnisses zwischen Tuben- und Luftsacklumen. Ich habe deshalb ihre Angaben auch an nach meiner Methode zugänglich gemachten Ostien nachgeprüft und sie bestätigt gefunden. Um mich aber zu überzeugen, ob beim lebenden Pferd dieselben Verhältnisse obwalten, habe ich die Tubenrachenöffnung auch der Besichtigung *intra vitam* unterzogen. Zu diesem Zweck benützte ich den von Polansky und Schindelka (26) angegebenen geraden Tubus, weil dieses einfach zu handhabende Instrument dem Untersuchenden das

Ostium tubae derselben Seite direkt, also aufrecht und in natürlicher Grösse vor das Auge bringt¹⁾.

Der Tubus besteht aus einer an beiden Enden offenen, ca. 45 cm langen, fingerdicken Metallröhre. In ihr steckt ein ziemlich genau passender, aber leicht herausziehbarer Mandrin, dessen Griffende etwas verdickt ist, um nicht in die Röhre gleiten zu können. Das andere, abgerundete Ende ragt, wenn er ganz eingeführt ist, über das entsprechende Tubusende so weit vor, dass Weichteilsverletzungen beim Eingehen durch die Nasenhöhle vermieden werden. Das Instrument wird vor dem Gebrauche aussen mit Vaseline eingefettet, um es leichter einführen zu können, was folgendermassen geschieht: Man legt zuerst den Tubus so an die seitliche Gesichtsfläche des zu untersuchenden Pferdes an, dass das einzuführende Ende des Tubus den lateralen Augenwinkel erreicht und markiert am entgegengesetzten Ende der Röhre durch Anlegen eines Fingers die Lage des dorsalen Nasenwinkels; diese Distanz entspricht annähernd der Entfernung des Ostiums der Tuba vom Naseneingang. Dann wird der Tubus mit dem in ihm steckenden Mandrin vom dorsalen Nasenwinkel aus, indem man sich an die Nasenscheidewand hält, langsam bis zur markierten Stelle durch den medialen Nasenraum in den Nasenrachen vorge-schoben, worauf der Mandrin entfernt wird. (Um ruhig untersuchen zu können, empfiehlt es sich, am liegenden, gefesselten Pferde zu operieren.) Als Lichtquelle genügt jede hinlänglich stark leuchtende Lampe, welche in eine entsprechende Nähe zum Objekt gebracht werden kann. Ich benützte zu meinen

¹⁾ Polansky und Schindelka schrieben in der Einleitung zu ihrer wertvollen Publikation über „Die Rhinoskopie und Laryngoskopie an Pferden“ (26) Folgendes: „Wir erhoffen aber von unserer Untersuchungsmethode noch einen weiteren Nutzen, indem wir glauben, dass durch dieselbe gewisse physiologische Fragen, wie z. B. die Frage nach der Bedeutung der Luftsäcke etc. der Beantwortung näher gerückt werden.“

Vorversuchen am Kadaver eine Auer-Stehlampe, beim lebenden Pferde eine durch Steckkontakt mit dem Strassenstrom in Verbindung gebrachte, bewegliche elektrische Glühbirne mit einer Lichtstärke von zwanzig Normalkerzen. Die Lichtquelle wird gegenüber dem Beobachter angebracht und das Licht mittels eines gewöhnlichen, zentral durchlochten, durch eine Stirnbinde am Kopf des Beobachters fixierten Hohlspiegelreflektors in den Tubus geworfen. Nun bewegt man unter Kontrolle des durch das zentrale Loch des Reflektors blickenden Auges den Tubus — wenn man nicht schon gleich anfangs das Ostium vor sich sieht — in geringem Grade durch Vor- oder Zurückschieben, event. auch hebelnd solange, bis man ihn richtig eingestellt hat¹⁾. Man erblickt dann an der lateralen Pharynxwand das Ostium als eine sagittal gestellte geschlossene Spalte (s. Taf. 11/12, Fig. 3, Vergröss. 2:1), deren medialer Rand, soweit er vom Tubenknorpel gebildet wird, sich durch eine etwas hellere Farbe von der rosafarbigten Umgebung abhebt und eine ganz leichte Wulstung zeigt. Wenn man durch manuellen Druck vom Kehlgang aus den Kehlkopf empordrängt, so entfernt sich dieser mediale Rand ein wenig von der lateralen Pharynxwand; man kann hierbei sehr schön beobachten, wie er, der vorher förmlich adhärent war, sich ablöst und dadurch das Ostium zu einer schmal klaffenden Spalte gestaltet. Das so erzeugte Klaffen bleibt solange bestehen, als der Druck anhält; bei dessen Nachlassen legt sich der mediale Rand sofort wieder innig an die Pharynxwand an²⁾.

¹⁾ Es ist selbstverständlich, dass wegen der Enge des Tubus nicht das ganze Ostium auf einmal, sondern immer nur ein dem Durchmesser der Röhre entsprechender Abschnitt desselben eingestellt werden kann. Für die Abbildungen wurde der dorsale Teil ausgewählt und der Deutlichkeit halber in doppelter Vergrößerung dargestellt.

²⁾ Am Kadaver kann man, wenn die Luftröhre quer durchgeschnitten und der Kehlkopf auf diese Art beweglicher gemacht ist, diesen so stark empordrängen, dass das Ostium in einem viel höheren Grade klafft, und zwar so

Wenn man nun solange wartet, bis eine Schlingbewegung spontan eintritt oder wenn man eine solche — am einfachsten durch Einspritzen von Wasser in die Mundhöhle — provoziert, so bietet sich folgender Anblick: Mit einer Schnelligkeit, die an jene zwischen zwei rasch aufeinanderfolgenden Lidschlägen erinnert, erfolgt unter einer starken sagittalen Verkürzung und queren Erweiterung eine weite Eröffnung und gleich darauf wieder ein vollkommener Verschluss des Ostiums. Man sieht hierbei, dass das dorsale und ventrale Ende des freien Randes der Deckklappe unter starker medialer Vorwölbung desselben sich nähern, dass die Deckklappe sich von der lateralen Wand abhebt und eine beiläufig halbkreisförmige klaffende Öffnung entsteht (s. Taf. 11/12, Fig. 4, Vergröss. 2:1). Die Aktion erfolgt so rasch, dass eine zeichnerische Reproduktion nur unter Zuhilfenahme des im Tubus eingestellten Bildes der am Kadaver durch Empordrängen des Kehlkopfes erzeugten Klaffung des Ostiums tunlich erschien.

Aus dem geschilderten Verhalten des Ostiums erklärt es sich, warum das Katheterisieren der Tuba ohne Benützung des Speculums manchmal spielend leicht, dann aber wieder gar nicht gelingt (s. S. 505): das erstere wird der Fall sein, wenn zufällig — oder durch die Berührung der Pharynxwand mit dem Katheter reflektorisch ausgelöst — ein Schlingakt auftritt, so dass das Instrument ohne weiteres in das offene Ostium eindringen kann. Bei geschlossenem Ostium ist natürlich das Eindringen erschwert, und kann nur durch einen stärkeren, während des Vorwärtsgleitens des vorderen Katheterendes längs der lateralen Rachenwand auf diese ausgeübten Druck erzielt werden, welcher sie zum seitlichen Ausweichen zwingt. Deshalb müsste es sich empfehlen, beim Katheterisieren — nach dem oben Gesagten — eine leichte Klaffung des Ostiums durch manuelles Empordrängen des Kehlkopfes herbeizuführen, da auf diese Weise die Einführung des Instrumentes bedeutend erleichtert würde. Wenn man aber ganz sicher gehen will, so ist es unbedingt anzuraten, den Katheter unter Leitung des Auges mit Zuhilfenahme des Polansky-Schindelkaschen Tubus einzuführen.

weit; wie dies im Leben nur bei Schlingbewegungen der Fall ist. Dies wurde behufs Herstellung von Tafel 11/12 Fig. 4 unter Kontrolle am lebenden Pferd benützt.

Eine Entscheidung darüber, ob das Tuben- gegen das Luftsacklumen beim lebenden Pferde im Ruhezustande offen stehe oder geschlossen sei, lässt sich, da eine direkte Beobachtung unter natürlichen Verhältnissen ausgeschlossen ist, nur mittelbar fällen. Nach den früher geschilderten, am Kadaver gemachten Beobachtungen ist es anzunehmen, dass sie im Ruhezustande gegeneinander abgeschlossen sind, somit auch das Luftsacklumen gegen das Cavum tympani. Ich ging bei der Prüfung dieser Annahmen von der schon früher besprochenen, durch Perosino konstatierten Tatsache aus, dass die Inthaltluft der Luftsäcke bei der Respiration Druckschwankungen unterworfen sei. Da die Tuba, wie soeben gezeigt wurde, im Ruhezustande gegen die Rachenhöhle abgeschlossen ist, so müssten sich die Druckschwankungen im Luftsack, wenn die Tuba gegen ihn und das Cavum tympani offen wäre, dem letzteren mittheilen. Eine Untersuchung der Luftdruckverhältnisse des Cavums konnte demnach über das Verhalten des tympanalen Tubenendes entscheiden. Deshalb wurde am narkotisirten Pferde das Trommelfell perforirt und in den äusseren Gehörgang ein an beiden Enden offenes, mit einem Schreibmanometer verbundenes Röhrchen gesteckt, wobei der Raum zwischen den Gehörgangswänden und dem Röhrchen durch eine Gummidichtung luftdicht abgeschlossen war.

Ich konstruirte zu diesem Zweck folgendes Instrument (Textfig. 2, nat. Grösse), welches der wechselnden Weite des Gehörganges verschiedener Pferde angepasst werden kann: bei einem ca. 15 cm langen Metallröhrchen von 3 mm Durchmesser ist an dem in den Gehörgang einzuführenden Ende ein konisch zulaufendes, 7 mm langes Ansatzstück angelötet. Das freie Ende des Ansatzstückes ist etwas abgerundet, das andere, welches einen Durchmesser von 4,5 mm besitzt, ist gegen das Röhrchen senkrecht abgesetzt. In einer Distanz von 9 cm vom Ansatzstück ist in das Röhrchen ein Schraubengewinde geschnitten, welches sich ungefähr 3 cm weit erstreckt und zu dem eine kleine Schraubenmutter passt. Über das Röhrchen ist bis zum Ansatzstück ein vorher der Länge nach mit einer Nadel durchbohrtes, zylindrisches, weiches Gummistückchen geschoben, welches eine Länge

von ca. 9 mm und (samt dem Röhrchen) einen Durchmesser von ca. 6 mm besitzt (in der Zeichnung ist es etwas zu dick geraten). Es ist mittels feinen aber festen Bindfadens nahe seinen beiden Enden fest an das Röhrchen geschnürt. Ferner ist über das Röhrchen ein zweites, äusseres — Stellröhrchen — geschoben, welches eine Länge von 9,5 cm und einen Durchmesser von 4,5 mm besitzt und dem ersten gut angepasst ist, aber trotzdem leicht gleitet. Seine Enden sind senkrecht gegen den Längsdurchmesser scharf abgesetzt. Schliesslich ist die früher erwähnte Schraubennutter auf das Gewinde gedreht.

Wenn das Instrument benützt werden soll, wird das Ansatzstück nach vorangegangener Perforierung des Trommelfells in den gut gereinigten Gehörgang eingeführt und dort festgehalten. Nun wird durch energisches Herabschieben des Stellröhrchens gegen das Gummistückchen dieses in seinem Längendurchmesser derart zusammengepresst, dass sich sein Querdurchmesser vergrössert und dadurch innig an die Gehörgangswand gedrückt wird. Dann wird die Schraubennutter bis zur Berührung des Stellröhrchens herabgeschraubt, so dass dieses in seiner Lage und das Gummistückchen in seiner durch die Pressung erlangten Form erhalten wird. Schliesslich wird das freie Ende des inneren Röhrchens durch einen Gummischlauch mit dem Schreibmanometer verbunden.

Selbstverständlich muss das im äusseren Gehörgang steckende Instrument während der ganzen Zeit des Versuches mit der Hand festgehalten werden. Es empfiehlt sich, ein in das Lumen des inneren Röhrchens passendes, entsprechend langes Drahtstück bereit zu halten, um es, wenn eine Verlegung durch Smegmamassen, Blutgerinnsel etc. eintreten sollte, leicht davon freimachen zu können.

Bevor ich den Schreibmanometer durch einen Gummischlauch mit dem Röhrchen in Verbindung brachte, versuchte ich, um einesteils den luftdichten Abschluss des Röhrchens, andernteils die eventuelle Luftdurchlässigkeit des tympanalen Tubenendes zu prüfen, durch Einblasen Luft in das Röhrchen einzupressen bzw. durch Aspirieren aus ihm auszusaugen. Bei keinem dieser Versuche gelang es mir —



Fig. 2.

nachdem eine geringe Menge von Luft eingeblasen bzw. ausgesaugt war — weitere nachweisbare Mengen hinein- bzw. herauszubringen ¹⁾).

Dann wurde die Verbindung hergestellt, der Schreiber des Manometers konnte die Luftdruckverhältnisse im Cavum tympani registrieren. Es ergab sich folgendes: Während der ganzen Zeit, in welcher das Pferd in tiefer Narkose lag, wurde keine Druckschwankung registriert, obwohl die Atmung sehr regelmässig erfolgte. Eine Schluckbewegung konnte wegen der Narkose nicht ausgelöst werden. Deshalb wurde mit dieser aus-

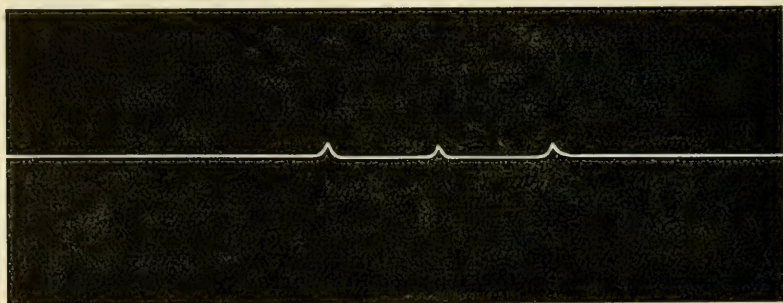


Fig. 3.

gesetzt und es traten nun, durch Einspritzen von Wasser in die Mundhöhle hervorgerufen, drei Schluckbewegungen auf, zwischen welchen zwei gleich lange, 9 Sekunden währende Intervalle lagen. Später schluckte das Pferd noch einige Male spontan. Bei jeder Schluckbewegung verzeichnete das Schreibmanometer ein Ansteigen des Luftdruckes im Cavum tympani, welchem sofort wieder ein Abfall auf die frühere Höhe folgte (s. Kurve, Textfig. 3). Auch nach dem Aussetzen der Narkose waren, ausser jenen

¹⁾ Am Kadaver hatte ich dagegen denselben Versuch wiederholt mit positivem Erfolge gemacht; ein Beweis dafür, dass der Gewebstonus auf den Verschluss des tympanalen Tubenendes einen wesentlichen Einfluss ausübt.

bei den Schluckbewegungen, keine Schwankungen der Kurve zu bemerken.

Daraus folgt, dass die Tube und mit ihr das Luftsacklumen im Zustande der Ruhe gegen das Cavum tympani abgeschlossen sind, während des Schlingaktes jedoch mit ihm kommunizieren.

Aus den Beobachtungen am Kadaver und am lebenden Pferde sind demnach folgende, für den Ablauf der Tuben- und Luftsackfunktionen wichtige Punkte abzuleiten:

1. die Tuba ist im Ruhezustande gegen die Rachenhöhle durch den der lateralen Pharynxwand innig anliegenden medialen Rand des Ostiums abgeschlossen und wird nur durch Muskelwirkung eröffnet;

2. das Tubenlumen ist gegen das Luftsacklumen im Ruhezustande abgeschlossen und beide können nur vorübergehend durch Muskelwirkung zur offenen Kommunikation gebracht werden;

3. die Tuba und der Luftsackraum kommunizieren im Ruhezustande nicht mit dem Cavum tympani;

4. für die im Luftsack enthaltene Luft besteht, wenn sie eine stärkere Drucksteigerung erfährt, die Möglichkeit, sich unter Sprengung des Verschlusses der Schlussfalte und des Ostiums einen Weg in die Rachenhöhle zu bahnen;

5. dagegen erscheint ein Eindringen von Luft aus dem Pharynx in die Tube und den Luftsack, wenn das Ostium nicht durch Muskelwirkung eröffnet ist, normalerweise unter allen Bedingungen ausgeschlossen;

6. während des Schlingaktes besteht vorübergehend eine offene Kommunikation der Rachenhöhle mit dem Tubenlumen und des letzteren mit dem Luftsackraum und dem Cavum tympani, somit kommunizieren dann alle diese Lufträume vorübergehend miteinander.

XII. Ablauf der Funktion der Tuba und des Luftsackes.

Unter Zusammenfassung der bisherigen Ausführungen kann man sich das Funktionieren der Tuba und des Luftsackes (welches natürlich auf beiden Kopfseiten synchron erfolgt, weil so ziemlich alle darauf bezüglichen Veränderungen der Umgebung beiderseitig einwirken) folgendermassen vorstellen: Im Normalzustande der Luftsäcke, als welchen ich — unter der Voraussetzung, dass sich der Kehlkopf und der Pharynx in Ruhe befinden — eine die Mitte zwischen stärkster Beugung und Streckung haltende Stellung von Kopf und Hals¹⁾ annehmen will, steht ihre Inhaltsluft unter einem gewissen Luftdruck, welcher sofort sinken muss, wenn das Kopfgelenk gestreckt wird, weil sich dann der Luftsackraum vergrössert und keine Luft von der Rachenhöhle in die Luftsäcke nachrücken kann. Jene Partien der Umgebung, welche nachgiebig sind, folgen, soweit es ihre Beweglichkeit gestattet, dem verminderten Druck und drängen sich in ihrem Bestreben, den vergrösserten Raum einzuengen, gegen ihn vor; vor allem die dorsale Pharynxwand, welche ihre Vorwölbung gegen die Rachenhöhle verliert, eventuell sogar eingebuchtet werden kann; dann die ausserhalb des Bereiches der Unterkieferäste befindlichen Partien der lateralen Luftsackbegrenzungen (speziell die Parotis), welche insbesondere die lateralen, durch die Stylohyoide abgespaltenen Luftsackabteilungen von der Seite her verkleinern; endlich der Kehlkopf, welcher, der oesophagealen Partie der dorsalen Pharynxwand anliegend, sich mit ihr und dem ihn dorsal

¹⁾ Die Seitenbewegungen, welche zum grössten Teil im Atlas-Epistropheusgelenk — das ja auf die Luftsäcke keinen nachweisbaren Einfluss ausübt — erfolgen, können hier vernachlässigt werden, ebenso die Seitenbewegungen des Unterkiefers.

deckenden Anfangsteil des Oesophagus gegen die Luftsackhöhle empordrängt. (Da die orale Kehlkopfpartie, durch die früher geschilderten Verbindungen in ihrer Beweglichkeit beschränkt, weniger nachgeben kann, wird dieses Empordrängen hauptsächlich die aboralen Teile, speziell die Aryknorpel und die Ringknorpelplatte betreffen.) Auf diese Art wird einer allzugrossen Luftverdünnung die Wage gehalten, der zufolge der Verschluss des Tubenlumens gegen den Luftsack gesprengt, jener des tympanalen Tubenendes eröffnet und so eventuell Luft aus dem Cavum tympani angesaugt werden könnte (was unbedingt als Störung beim Hören empfunden werden müsste). Andererseits ist die Annahme berechtigt, dass der verminderte Luftdruck beim Übergang von der Streckung in die Beugung die Rückkehr der genannten Gebilde in ihren Normalzustand fördert, weil sie durch den negativen Druck in einem gewissen Grad von latentem Bestreben gehalten werden, ihre frühere Stellung wieder einzunehmen.

Wenn die Luftsäcke durch eine stärkere Beugung des Kopfgelenkes aus ihrem Normalzustande gebracht werden, so tritt infolge der hiebei stattfindenden Verkleinerung des Luftsackraumes eine Erhöhung des Luftdruckes ein, welche die Nachbargebilde zum Ausweichen veranlasst; die dorsale Pharynxwand wölbt sich stärker gegen die Rachenhöhle vor, die Seitenbegrenzungen der Luftsäcke werden — insbesondere durch die sich seitlich ausweitenden lateralen Abteilungen — nach aussen gedrängt und der Kehlkopf nebst Pharynxende und Oesophagusanfang rückt ventral. So wird das Auftreten eines Überdruckes und seiner Folgen (Gehörstörungen) vermieden und — aus analogen Gründen, wie sie beim während der Kopfstreckung vorhandenen negativen Druck geschildert wurden — eine Rückkehr zum Normalzustande erleichtert. Aus dem Angeführten ist zu entnehmen, dass bei den durch die Kopfbewegungen veranlassten Veränderungen der Tubenmechanismus gar nicht in Tätigkeit zu treten braucht.

Anders beim Schlingakte. Da wird der Kehlkopf durch Muskelwirkung der Schädelbasis genähert, wodurch der Luftsackraum stark verkleinert wird. Zugleich wird die dorsale Pharynxwand infolge der Muskelkontraktion weniger beweglich und vermag deshalb dem gesteigerten Luftdruck fast gar nicht nachzugeben, so dass für das zum Ausgleich notwendige Ausweichen der Luftsackbegrenzungen nur mehr die früher erwähnten lateralen Partien übrig bleiben. Da dies eine im Verhältnis zur Verkleinerung des Luftsackraumes zu geringe Kompensation für den Überdruck wäre, so tritt nun durch die Wirkung einiger, beim Schlingakt beteiligter Muskeln (Tensor und Levator veli, Palato- und Pterygopharyngeus) eine Eröffnung der Tube gegen die Rachenhöhle, die Luftsäcke und das Cavum tympani ein, so dass sich die Luftdruckverhältnisse in allen diesen Räumen ausgleichen können. Der Schlingakt erfolgt sehr rasch und deshalb wird der Kehlkopf alsbald wieder herabgezogen, die genannten Muskeln erschlaffen und die Kommunikation der Räume wird unter Mitwirkung des Salpingo- und Stylopharyngeus wieder aufgehoben. Speziell die Verschlusswirkung des letzteren dürfte von einer gewissen Bedeutung sein. Er nähert nämlich im Anschluss an den Schlingakt, wenn der Kehlkopf bereits in seine Ruhelage zurückgekehrt ist, die dorsale Pharynxwand der Schädelbasis, verkleinert somit den Luftsackraum und könnte, wenn das Ostium sich nicht rasch genug schliessen würde, noch einen Teil der Inhaltsluft der Luftsäcke austreiben. Da er jedoch selbst einen schnellen Verschluss des Ostiums herbeiführt, gleicht er so seine eigene, die Luftsäcke verkleinernde Wirkung aus.

Bei Punkt 4. (S. 585) wurde die Möglichkeit hervorgehoben, dass die Luft bei einem stärkeren Überdruck den Verschluss der Schlussfalte und des Ostiums sprengen und sich einen Weg in die Rachenhöhle bahnen könne. Man könnte deshalb sagen, die weite Eröffnung der Tube gegen den Luftsack und

die Rachenhöhle sei eigentlich überflüssig, wenn der Überdruck auf eine so einfache Weise zu beseitigen wäre. Darauf ist zu entgegnen, dass nach Punkt 5. bei geschlossenem Ostium keine Ersatzluft aus der Rachenhöhle in den Luftsack eindringen kann und dass infolgedessen nach dem Schlingakt schon bei der Rückkehr zum früher erwähnten Normalzustande ein verminderter Druck in den Luftsäcken herrschen und sich bei der Kopfstreckung störend geltend machen würde. Dagegen kann während des Offenseins der Tuba beim Schlingakte, wenn bereits der Kehlkopf in seine Ruhestellung zurückgeht, durch die weiten Kommunikationswege der Tuba hinlänglich rasch noch so viel Luft in den sich vergrößernden Luftsack strömen, dass der normale Füllungsgrad noch vor dem erfolgten Abschluss des Ostiums erreicht wird.

Von einer nicht zu unterschätzenden Bedeutung ist bei der Luftsackmechanik der früher erwähnte Umstand, dass die Luftsackschleimhaut an der Schädelbasis und an den Stylohyoiden innig mit der Unterlage verbunden und deshalb nur minimal verschiebbar ist (s. S. 528), weil dadurch die schädelseitige Partie der Luftsäcke stets als Hohlraum erhalten wird und so einem über ein gewisses Mass hinausgehenden Kollabieren der Wandungen vorgebeugt ist.

XIII. Nachweis der Grössen- und Formänderungen der Luftsäcke durch Kadaverinjektionen.

Kadaverinjektionen zum Zweck der Nachprüfung der geschilderten Grössen- und Formveränderungen der Luftsäcke in den verschiedenen Stadien können die Verhältnisse niemals so

zeigen, wie sie beim lebenden Pferde vorhanden sind; denn wenn man auch die während des Lebens stattfindenden Änderungen der gegenseitigen Beziehungen der Nachbarteile bei der Kopfbeugung und Streckung, sowie beim Schlingakte am Kadaver durch ein entsprechendes Versetzen des Kopfgelenkes in die Beuge- und Streckstellung bezw. durch Empordrängen und Herabziehen des Kehlkopfes usw. tunlichst imitiert, so ist doch hiebei nicht nur der Gewebstonus vermindert und die so wichtige Muskelaktion ausgeschaltet, sondern es entfällt vor allem die Beeinflussung der Grösse und Form durch die Luftdruckverhältnisse. Trotzdem können die Injektionen wenigstens zeigen, wie die Luftsäcke durch die festeren, beim Tode des Tieres keine oder nur geringe Änderungen erleidenden Nachbarteile beeinflusst werden.

Ich verwendete zu den Injektionen einen Gipsbrei mit einem geringen Zusatz von Mehl. Wenn auch die Brüchigkeit der Ausgüsse einen grossen Nachteil der Gipsmethode bildet, so schien mir doch die Möglichkeit, an frischem, durch kein Vorwärmen beeinflussten Material arbeiten zu können, so vorteilhaft, dass ich auf das von Peter (25) empfohlene Baumwachs verzichtete und lieber durch grössere Vorsicht beim Freilegen der injizierten Luftsäcke der Gebrechlichkeit der Gipsmasse zu begegnen suchte. Die Köpfe wurden zur Injektion in der früher angegebenen Art (s. S. 574) vorbereitet, an Haken aufgehängt und so orientiert, dass die Ostien der Tuben nach oben gerichtet waren. Der Gipsbrei wurde in Portionen von je 50 ccm mittels eines durch das Ostium in den Luftsack eingeführten Trichters abwechselnd in den rechten und linken Luftsack bis zu deren Füllung eingegossen. Dadurch wurde erreicht, dass die Differenz des Füllungsgrades beider Luftsäcke stets weniger als 50 ccm betrug. Wenn das Kopfgelenk beim Eingiessen der Masse gestreckt war und nach der vollständigen Ausfüllung der Luftsäcke unter Offenhalten der Ostien gebeugt wurde, so entleerte

sich ein Teil des Breies. Noch mehr entleerte sich beim Empor-drängen des Kehlkopfes.

Diese Beobachtung veranlasste mich, Inhaltsmessungen der Luftsackhöhlen unter verschiedenen Bedingungen vorzunehmen, indem ich Wasser in sie eingoss. In der Streckstellung, bei gleichzeitigem Herabziehen des Kehlkopfes, betrug die Menge des bis zur vollständigen Füllung eingegossenen Wassers in beiden Luftsäcken zusammen je nach der Grösse der Pferde 600—1100 ccm. Wenn der Zug an der Trachea aufhörte und die Tuben geöffnet wurden, so flossen ungefähr 15 Prozent der Wassermenge ab. Bei der stärksten Beugung betrug die Menge des abgeflossenen Wassers 30 Prozent, wenn der Kehlkopf in seiner Lage belassen, 60 Prozent, wenn er manuell empor-gedrückt wurde. Somit verhält sich die durch die gegenseitigen Lagebeziehungen der Nachbar-gebilde bedingte grösste zur kleinsten Kapazi-tät wie 100:40.

Ich injizierte in verschiedenen Stellungen des Kopfes und Halses. Da sich eine Injektion am ganzen Kadaver als zu umständlich erwies, wurde der Hals etwas kaudal von der Mitte quer durchgeschnitten und das abgeschnittene Luft- und Speiseröhrende mittels Haken in derjenigen Höhe fixiert, welche sie gehabt hatten, bevor ihr Zusammenhang getrennt worden war. In der Beugestellung wurden ausserdem auch noch Injektionen gemacht während der Kehlkopf, um wenigstens einigermaßen seine Lage während des Schlingaktes zu mar-kieren, durch Druck auf die Luftröhre maximal emporgedrängt war. In diesen Stellungen wurden die Präparate nach der In-jektion gewöhnlich bis zum nächsten Tag fixiert belassen und dann ausgearbeitet.

Es würde zu weit führen, wenn ich alle Zwischenstufen der Formänderungen bei den verschiedenen Stellungskombi-nationen schildern wollte. Deshalb will ich mich hier darauf

beschränken, in grossen Zügen über die Resultate jener Injektionen zu berichten, bei welchen die Kapazität der Luftsäcke durch Kopfstreckung und Zug am Kehlkopf (mittels der Trachea) auf das Maximum gesteigert und jener, bei welchen sie durch Kopfbeugung und Druck auf den Kehlkopf (vom Kehlgang aus schädelwärts) auf das Minimum herabgesetzt war, weil sich an diesen beiden Extremen die Formdifferenzen am besten beobachten lassen. Als Ergänzung sollen noch die in jener Stellung ausgeführten Injektionen berücksichtigt werden, bei welchen der Kopf gebeugt, der Kehlkopf aber nicht emporgedrängt worden war.

In der Streckstellung (Taf. 11/12, Fig. 5) sind die injizierten Luftsäcke derart ausgedehnt, dass sich ihre kaudalen Partien ventral vom Processus jugularis bis über das Kopfgelenk hinaus erstrecken. Jeder Luftsack bildet dort eine laterokaudal gerichtete starke Vorwölbung. Zwischen den medialen Seiten dieser Vorwölbungen sind die Kopfbeuger so aufgenommen, dass sie in einer tiefen, dorsooral gegen die Schädelbasis aufsteigenden, kaudodorsal gerichteten, von einer Seite zur anderen stark ausgehöhlten Mulde liegen. Die orale Grenze ist in ihrem ventralen Verlauf von der Schädelbasis an zunächst etwas oral, dann ein wenig kaudal gerichtet, worauf sie sich noch mehr kaudal wendet, so dass man direkt von einer flächenhaften ventralen Grenze sprechen kann. Diese ist durch den ihr angelagerten Kehlkopf flach von einer Seite zur anderen und auch etwas in orokaudaler Richtung ausgehöhlt. Ihr Übergang gegen die orale Grenze erfolgt allmählich, etwas schroffer ist er gegen den kleineren aboralen Anteil der lateralen Grenze, sehr schroff gegen deren grösseren oralen Teil, sowie gegen die Mulde, welche die Kopfbeuger birgt. Gegen diese Teile setzt sie sich mit ein wenig abgerundeten Kanten ab. An der lateralen Seite sieht man eine durch das Stylohyoid hervorgerufene, sagittal verlaufende ventral gerichtete Einkerbung, welche, wie früher er-

wähnt wurde, eine kleinere laterale Abteilung des Luftsackes abspaltet. Da das orale Ende des Stylohyoides in der Streckstellung am weitesten von der Schädelbasis entfernt ist, so ist die Einkerbung nicht so tief wie bei anderen Stellungen und das Stylohyoid ist auch nur zu einem kleineren Teil lateral vom Luftsack gedeckt. Die durch das Stylohyoid abgespaltene Abteilung ist im Vergleich mit anderen Stellungen in ihren Breitendimensionen verstärkt, in den Längendimensionen etwas reduziert, während die Tiefe wenig geändert erscheint. Die Distanz zwischen dem Processus jugularis und dem aboralen Rand des Stylohyoides ist vermindert, so dass zwischen beiden nur ein kleiner Teil der lateralen Luftsackwand liegt. Vom dorsalen Rand des Stylohyoides an nach abwärts ist die laterale Wand ziemlich flach und nur gegen die früher erwähnte kaudale Vorwölbung zu erscheint sie etwas ausgehöhlt. Die Luftsäcke berühren sich medial in grösserer Ausdehnung als bei anderen Stellungen. (Die von der Schädelbasis gebildete Begrenzung der Luftsäcke wird naturgemäss von den verschiedenen Stellungen nur wenig beeinflusst, weshalb man sie hier vernachlässigen kann.)

In der Beugstellung, bei emporgedrängtem Kehlkopf (Taf. 11/12, Fig. 6), erreichen die Luftsäcke nur medial vom Processus jugularis das Kopfgelenk; die übrigen kaudalen Partien sind oral gedrängt, insbesondere fällt der Mangel jeglicher Vorwölbung derselben auf. Anstatt in einer tiefen, schräg aufsteigenden Mulde liegen die Kopfbeuger in einer viel flacheren Vertiefung der Kaudalseite der Luftsäcke, welche fast senkrecht zur Schädelbasis orientiert und mit einer scharfen, dorsal etwas ausgehöhlten Kante gegen die laterale Wand abgesetzt ist. Der dorsale Anteil der oralen Grenze unterscheidet sich, soweit diese in ihrem ventralen Verlaufe etwas oral gerichtet ist, fast gar nicht von jenem bei der Streckstellung. Von jener Stelle an, wo sich die orale Grenze allmählich etwas kaudal

wendet, beginnt jedoch schon die flache, durch die Anlagerung des Kehlkopfes bedingte Aushöhlung, welche ganz ähnlich gestaltet ist, wie jene in der Streckstellung. Sie ist aber nicht ventral gerichtet wie dort, sondern oral mit einer leichten ventralen Neigung. Gegen die laterale und kaudale Grenze ist sie ganz schroff abgesetzt und bildet mit ihnen scharfe Kanten. Die ventrale Begrenzung ist somit nicht flächenhaft ausgebreitet, wie in der Streckstellung, sondern sie wird durch die erwähnten Kanten gebildet. Das orale Ende des Stylohyoides ist der Schädelbasis viel näher als in der Streckstellung, wodurch die Einkerbung, welche dieses am Luftsacke verursacht, sehr tief wird. Infolgedessen deckt die durch das Stylohyoid abgespaltene Luftsackabteilung die laterale Fläche desselben in ihrem Bereich fast vollständig und ihr oraler Anteil erstreckt sich um einige (3—4) Centimeter tiefer als dessen ventraler Rand. Die genannte Abteilung ist schmaler aber länger als in der Streckstellung. Zwischen dem Processus jugularis und dem aboralen Rande des Stylohyoides, welche weiter voneinander entfernt sind, wölbt sich die Luftsackwand lateral etwas vor, während die übrige, sich vom dorsalen Rande des Stylohyoides nach abwärts erstreckende laterale Wand — abgesehen von Unebenheiten, welche von den anliegenden Nachbargebilden herrühren — im allgemeinen in dorsoventraler Richtung etwas ausgehöhlt erscheint. Sie reicht nicht so weit ventral wie in der Streckstellung und ihre ventrale Grenze bildet eine nach abwärts gerichtete Ausschweifung. Die medialen Wände beider Luftsäcke stehen in geringerer Ausdehnung miteinander in Berührung.

Wenn die Luftsäcke bei gebeugtem Kopfgelenk injiziert werden, ohne dass der Kehlkopf emporgedrängt ist, so bekommen sie eine Gestalt, welche von beiden beschriebenen Formen in mancher Hinsicht abweicht (Taf. 11/12, Fig. 7). Ihre kaudale Grenze ist ähnlich gestaltet wie bei der zweiten Form,

die orale ähnelt mehr jener bei der ersten, nur geht sie nicht in eine flächenhafte Ventralgrenze über, sondern die bedeutend kürzere, sehr flache, von der Anlagerung des Kehlkopfes herührende Vertiefung ist oral gerichtet, mit einer leichten ventralen Neigung. Die Ventralgrenze wird von Kanten gebildet wie bei der zweiten Form, doch sind sie nicht scharf, sondern abgerundet. Die laterale Wand hält ungefähr die Mitte zwischen beiden früher beschriebenen Formen, wobei jedoch ihre orale, ventrale und caudale Grenzlinie zu einem sich tief ventral erstreckenden Bogen zusammenfliessen.

Man könnte diesen durch Stellungskombinationen bedingten Formänderungen noch viele andere anfügen, doch genügen schon diese drei, um zu beweisen, dass die Luftsäcke durch verschiedene, in der Medianebene erfolgende Änderungen in der Stellung der ihnen benachbarten Teile wesentlichen Schwankungen in ihrer Grösse und Form unterworfen sind.

XIV. Physiologisch-biologische Bemerkungen.

Wenn wir nun der Frage näher treten, warum bei den Equiden die beschriebenen „besonderen“ anatomischen Verhältnisse vorhanden sind, welche so besondere Kompensationsvorrichtungen zur Ermöglichung des ungestörten Ablaufes der genannten Funktionen erfordern, so ist es naheliegend, die Antwort im physiologischen und biologischen Verhalten der Equiden zu suchen.

Die Nahrung der Equiden besteht aus Pflanzenstoffen, von welchen viele so beschaffen sind, dass sie der Einwirkung der Verdauungssäfte ohne eine entsprechende gründliche mecha-

nische Vorbereitung durch den Kauakt nur unvollkommen zugänglich sind. Diese Vorbereitung ist bei den Equiden um so notwendiger, als ihr Verdauungstrakt relativ sehr kurz ist und ihr Magen einen auffallend geringen Fassungsraum aufweist. Deshalb besitzen sie einen vortrefflich ausgestatteten Kauapparat, sowohl was die passiv zu bewegenden Teile, Kieferknochen und Zähne, als auch was die aktiven, die Kaumuskeln, betrifft.

An der verhältnismässig rasch erfolgenden Abreibung der Kauflächen der Zähne kann man erkennen, wie energisch der Kauakt vor sich geht: es werden in einem Jahr durchschnittlich zwei Millimeter der Zahnlänge abgerieben (= 1 Linie Wiener Mass, Pessina [24]), obwohl die Zähne infolge der starken Entwicklung ihrer Schmelzsubstanz (schmelzfaltige Zähne) eine grosse Härte besitzen. Wir finden eine ähnliche oder noch stärkere Abnützung bei vielen anderen Herbivoren, aber wir sehen dann auch überall Einrichtungen, welche diesem Verlust die Wage halten; so z. B. bei den Elephantidae einen sich wiederholenden Ersatz der abgenützten Backenzähne durch neu herangebildete; bei allen Rhodentia ein lebenslängliches gleichmässiges Wachstum der Schneidezähne, bei manchen (Lagomorpha, Cavia, Arvicola etc.) auch der Backenzähne. Bei den Equiden ist in dieser Hinsicht folgendermassen vorgesorgt: ihre Zähne sind sehr lang (die Backenzähne eines mittelgrossen jüngeren Pferdes haben eine Länge von 8 cm) und so gestaltet — ich will hier nur die für das Zermahlen des Futters massgebenden Backenzähne berücksichtigen —, dass die Form und Grösse ihres Querschnittes sich von der Kaufläche an bis knapp an das Wurzelende fast gar nicht ändert. Ausserdem stecken sie derart in den Zahnfächern, dass nur ein kleiner Teil (ca. 2 cm) über diese vorragt. In demselben Verhältnis nun, wie die Abreibung vorschreitet, gelangen unter normalen Umständen die tiefer gegen die Wurzel zu gelegenen Partien der Zähne in Benützung, indem sie — unter gleichzeitiger Längenreduction der Alveolen — gegen die Mundhöhle zu vorgeschoben werden.

Wegen der Länge der Backenzähne und der sie bergenden Alveolen sind die Zahnfachteile der Kiefer, besonders jene der hier in Betracht kommenden Unterkiefer, vorwaltend flächenhaft entwickelt; ferner sind die Zahnfachteile wegen der Länge der Zahnreihen in orokaudaler Richtung sehr gestreckt. Speziell jene der beiden Unterkieferhälften sind in je einer nahezu

sagittalen, nur ein wenig mit der gegenseitigen konvergierenden Ebene ausgerichtet. In derselben Ebene schliesst sich kaudal jederseits der dorsal aufsteigende, zum grössten Teil für die Insertion der Kaumuskulatur bestimmte und deshalb enorm ausgebildete Unterkieferast an.

Die Kaumuskulatur ist bei den Equiden vor allem in der Richtung entwickelt, dass sie ein möglichst ausgiebiges Zermahlen des Futters bewirken kann. Bei jenen Tieren, bei welchen es sich um einen schnellen, kräftigen Kieferschluss mit weiter Exkursionsfähigkeit des Kiefers handelt, z. B. bei den Carnivoren, sehen wir eine mächtige Entwicklung des *M. temporalis* zu Ungunsten des *M. masseter* und des *M. pterygoideus medialis*. Bei den Equiden ist das Verhältnis umgekehrt: da prävalieren die letztgenannten Muskeln, während der *Temporalis* verhältnismässig reduziert ist. Diese Verteilung der Kaumuskulatur ist deshalb vorhanden, weil eine intensive Mahlbewegung der wichtigste Faktor bei den Kieferaktionen ist, während die Exkursionsfähigkeit schon aus anatomischen Gründen ziemlich eingeschränkt ist und ein besonders schnelles Schliessen überflüssig erscheint. Die Mahlbewegung wird so ausgeführt, dass die Kauflächen der Zahnreihen des Ober- und Unterkiefers aneinandergepresst und nach verschiedenen Richtungen gegeneinander verschoben werden. Den grössten Kraftaufwand erfordert das Aneinanderpressen, einen viel geringeren die Verschiebungen. Von den letzteren interessieren uns hier nur die nach rechts und links erfolgenden insofern, als sie hauptsächlich durch *Masseter* und *Pterygoideus medialis* hervorgerufen werden.

Um ein möglichst kräftiges Aneinanderpressen der Zähne zu bewirken, ist ein Muskelfaserverlauf in vorwiegend dorso-ventraler Richtung, wie wir ihn an den beiden letztgenannten Muskeln finden, am vorteilhaftesten und weil diese Muskeln sehr stark entwickelt sind, so wird ihnen durch die, wie schon

erwähnt, sagittal gerichteten steilen Seitenflächen der Unterkieferäste eine für die erwähnte Tätigkeit vorzügliche Insertionsstelle geboten. Die Unterkieferäste stellen nämlich ungemein grosse Platten dar, deren Seitenflächen Muskelleisten tragen und deren caudoventraler Rand sich nach beiden Seiten derart verbreitert, dass beide Flächen, besonders die mediale, gegen ihn ausgehöhlt sind. Die Form und Richtung der Kieferäste ist also für das besonders kräftige Aneinanderpressen der Zähne durch die Masseteres und Pterygoidei mediales ungemein günstig gestaltet.

Um aber auch ein Seitwärtsverschieben derselben, speziell durch den Masseter zu ermöglichen, ist anders vorgesorgt: die beiden Zahnreihen des Unterkiefers sind durch einen geringeren Zwischenraum voneinander getrennt, als jene des Oberkiefers¹⁾, liegen somit näher der Medianebene als diese. In derselben Ebene wie die Zahnreihen liegen aber als aborale Fortsetzung der Kieferknochen auch die Unterkieferäste. Infolgedessen sind die an diesen befindlichen Insertionsstellen der Masseteren mehr medial gelegen als ihre Ursprungsstellen. Bei der Kontraktion dieser Muskeln wird deshalb nicht nur der Unterkiefer an den Oberkiefer gepresst, sondern bei wechselweiser Kontraktion des rechten oder linken Masseters zugleich nach derjenigen Seite gezogen, deren Muskel sich verkürzt hat. Hierbei wird dieser vom Pterygoideus medialis der anderen Seite unterstützt, was deshalb möglich ist, weil die Ansatzstellen der Pterygoidei am Unterkiefer weiter lateral von der Medianebene gelegen sind, als ihre Ursprungsstellen am Schädel.

Die grosse Höhe und steile Stellung der Unterkieferäste erklärt sich also aus der Notwendigkeit, besonders günstige Insertionsverhältnisse für die Kaumuskulatur zu schaffen. Damit ist aber die Frage noch nicht beantwortet, warum die Kieferäste so nahe beieinander stehen, dass der Kehlkopf in seiner Bewegbarkeit, speziell in kranialer Richtung durch die Enge des zwischen ihnen liegenden Raumes stark beeinträchtigt wird. Dies dürfte seinen Grund darin haben, dass ein weites Ab-

¹⁾ Von der Schilderung und Erörterung der Differenz zwischen der Höhe des lingualen und bukkalen Randes der Backenzähne und sonstiger, für die Abwicklung des Kauaktes zwar wichtiger, aber für den Gegenstand dieser Abhandlung unwesentlicher Details will ich hier absehen.

stehen der Kieferäste — wenn die geschilderten, für das energische Zermahlen des Futters notwendigen Bedingungen aufrecht erhalten bleiben sollen — auch eine Verbreiterung der übrigen Kopfpforten zur Folge haben müsste. Dadurch würde aber entweder, unter Beibehaltung der Länge des Kopfes, der ohnedies schon massive Equidenschädel enorm schwer werden; oder es würde, wenn als Kompensation zugleich auch eine Längenreduktion vorhanden wäre, durch diese Verkürzung die Futteraufnahme, die ja bei den zum Zwecke ihrer Flüchtigkeit hochbeinigen Equiden im Naturzustande meist im Stehen (unter Senkung des Halses und Streckung des Kopfes) vom Boden aus erfolgt, in dieser Stellung unmöglich werden. Eine andere Art der Futteraufnahme würde aber der steten Fluchtbereitschaft im Wege stehen, welche für die Equiden wegen ihrer vielen Feinde von besonderer Bedeutung ist, um so mehr, als diese Tiere infolge der angeführten eigenartigen Verhältnisse ihres Verdauungsapparates genötigt sind, der Nahrungsaufnahme sehr viel Zeit zu widmen. Zudem müsste man eine stärkere Breitenentwicklung des Kopfes wegen des beim Laufen eintretenden vermehrten Luftwiderstandes als ein die Schnelligkeit beeinträchtigendes Moment ansehen, während andererseits die durch eine Verbreiterung des Kopfes bedingte Möglichkeit, die Rachenhöhle besser erweitern zu können, für die Equiden keinen Vorteil bedeuten würde, weil sie ohnedies nur gut durchgekaute, zu langen schmalen Bissen geformte Futterportionen in die Rachenhöhle befördern, so dass auch eine geringe Breite derselben zum Passieren der Nahrung vollkommen genügt.

Zusammenfassung.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen und Folgerungen lassen sich kurz folgendermassen zusammenfassen:

1. die Luftsäcke der Equiden sind mechanische, für den ungestörten Ablauf des Schlingaktes unbedingt notwendige Hilfsapparate;

2. ihr Vorhandensein erklärt sich als eine Kompensationserscheinung, bedingt durch biologische, physiologische und anatomische Besonderheiten der Equiden;

3. sie haben keine funktionellen Beziehungen zu den Hörwahrnehmungen;

4. sie stehen nur insofern in funktionellen Beziehungen zu den Tuben, als sie vermittels dieser in die Lage versetzt werden, sich den jeweiligen Änderungen der Umgebung anzupassen, ohne dass eine Störung der Gehörfunktion eintritt;

5. sie sind im Zustande der Ruhe gegen die Tuben abgeschlossen und treten nur während des Schlingaktes mit ihnen in eine kurz dauernde offene Verbindung;

6. sie ändern ihre Grösse und Form je nach den wechselnden Form- und Lagebeziehungen ihrer Umgebung;

7. die Tuben der Equiden haben, abgesehen von ihrer Nebenaufgabe, zu welcher sie durch die Ausbildung der Luftsäcke herangezogen

sind, dieselben Funktionen wie die der anderen Säuger;

8. sie sind deshalb, um bei der Erfüllung dieser Funktionen nicht durch ihre Nebenaufgaben gestört zu sein, derart modifiziert, dass sie beiden Zwecken vollkommen entsprechen.

Literaturverzeichnis.

1. Aprato und Dominici, Sulla funzione delle tasche gutturali del cavallo. Il medico veterinario. Turin 1864.
2. J. Bayer, Operationslehre im von Bayer-Fröhner herausgegebenen Handbuch der tierärztlichen Chirurgie und Geburtshilfe. III. Aufl. Wien-Leipzig 1906.
3. J. F. Brandt, Untersuchung über die Gattung des Klippschleifers. Mem. de l'Acad. de St.-Petersbourg. 1869. Zitiert nach Milne-Edwards [17].
4. G. Colin, Traité de physiol. comp. des animaux. Bd. I. Paris 1871.
5. Ellenberger und Baum, Topographische Anatomie des Pferdes. II. Teil. Berlin 1894.
6. Pierre A. Fish, The exchange of air in the Eustachian or guttural pouches of the horse. The American journal of Physiology. Bd. XXVII. II. Heft. Boston 1910.
7. L. Franck, Handbuch der Anatomie der Haustiere. Stuttgart 1871.
8. George, Monogr. anat. du Daman. Ann. des sciences nat. 1875. Zitiert nach Milne-Edwards [17].
9. J. Girard, Traité d'anatomie vétérinaire etc. I. Aufl. Paris 1807.
10. K. Günther, Die topographische Myologie des Pferdes. Hannover 1866.
11. K. Günther, Zur Kenntnis der Funktion der Luftsäcke des Pferdes. Jahresber. der kgl. Tierarzneischule zu Hannover für das Jahr 1872.
12. V. Hensen, Physiologie des Gehörs, in Hermanns Handbuch der Physiologie. Bd. III. II. Teil. Leipzig 1879.
13. A. Kämpfe, Vergleichende anatomische und histologische Untersuchungen über Tuba auditiva der Haustiere und Luftsack des Pferdes. Inaug.-Dissert. Dresden 1909.
14. K. v. Kostanecki, Zur Morphologie der Tubengaumenmuskulatur. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Leipzig 1891.
15. A. Lavocat, Traité complet de l'anatomie des animaux domestiques. Bd. VI. Paris 1847.
16. Mach und Kessel, Die Funktion der Trommelhöhle und Tuba. Sitzgs.-Ber. d. kais. Akademie der Wissenschaften. 3. Abt. Wien 1872.

17. Milne-Edwards, Leçons sur la physiol. et l'anatom. compar. Bd. XII. Paris 1876—77.
18. S. Moos, Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie und Physiologie der Eustachischen Röhre. Wiesbaden 1874.
19. F. Müller, Lehrbuch der Anatomie der Haussäugetiere. I. Auflage. Wien 1853.
20. — III. Aufl. 1885.
21. F. Müller, Physiologie der Haussäugetiere. Wien 1862.
22. M. v. Paumgartten, Anatomie des Luftsackes vom Pferde. Österr. Vierteljahrsschrift f. wiss. Veterinärkunde. Bd. XLIV. 1. Heft. Wien 1875. III.
23. F. Perosino, Giornale di veterinaria pratica. Turin 1853. Zitiert nach Prangé [16] u. a.
24. J. J. Pessina, Über die Erkenntnis des Pferdealters aus den Zähnen. Neue unveränd. Aufl. Wien 1825.
25. Peter, Die Ohrtrompeten der Säugetiere und ihre Anhänge. Archiv f. mikroskop. Anatomie. XLIII. Bonn 1894.
26. Polansky und Schindelka, Die Rhinoskopie und die Laryngoskopie an Pferden. Österr. Zeitschr. f. wiss. Veterinärkunde. III. Bd. der neuen Folge. Wien 1889.
27. L. Prangé, Sur les fonctions des poches gutturales des solipèdes. Recueil de médecine vétérinaire. Paris 1853.
28. M. A. Prince, Notice sur les poches gutturales du cheval. Journal des vétérinaires du midi. Toulouse 1854.
29. Rüdinger, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Ohrtrompete. München 1870.
30. K. L. Schäfer, Der Gehörsinn, in Nagels Handbuch der Physiologie, Bd. III. Braunschweig 1905.
31. A. Scheunert, Der Gehörsinn, im von Ellenberger-Scheunert herausgegebenen Lehrb. d. vergl. Physiologie d. Haussäugetiere. Berlin 1910.
32. M. Sussdorf, Die Atmung, im von Ellenberger herausgegebenen Handb. d. vergl. Histologie u. Physiologie d. Haussäugetiere. Bd. II. II. Teil. Berlin 1890.
33. J. Tereg, Gehör, im gleichen Handbuch. Bd. II. II. Teil. 1892.
34. W. Vrolik, Rech. d'anat. comp. sur le Babyrouse. p. 30. pl. 3. Fig. 1. et 2. Zitiert nach Milne-Edwards [17].
35. E. Zuckerkandl, Über die Ohrtrompete des Tapir und Rhinoceros. Arch. f. Ohrenheilkunde. Bd. XXII. Leipzig 1885.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 11/12.

Fig. 1. Geschlossene Tubenrinne der linken Seite in natürlicher Grösse. Zur Herstellung des Präparates wurde der Unterkiefer des im Kopfgelenk enukleierten Kopfes entfernt, der Luftsack ventral breit eröffnet und seine Schleimhaut nach allen Seiten glatt ausgebreitet. Der Kopf liegt mit seiner Dorsalseite auf einer Unterlage. 1. Pharyngeales Ende der Rinne mit der recessusartigen Einsenkung; 2. tympanales Ende der Rinne; 3. Rand der medialen Knorpelplatte; 4. der von der Schleimhaut bedeckte M. levator veli palatini, welcher den lateralen Rinnenrand bildet; 5. orales Ende des Processus muscularis.

Fig. 2. Geöffnete Tubenrinne der linken Seite, natürliche Grösse. Um die Eröffnung zu bewirken, wurde vom Ostium pharyngeum tubae aus in den Tubenvorhof eingegangen und die Deckklappe stark nach der medialen Seite gedrängt. Die Lage des Kopfes wie bei Fig. 1. 1a Schlussfalte; die übrigen Bezeichnungen wie bei Fig. 1.

Fig. 3. Bild des geschlossenen Ostium tubae auditiva der linken Seite, durch den Polansky-Schindelkaschen geraden Tubus betrachtet. Es ist die dorsale Partie eingestellt. Vergrößerung 2:1.

Fig. 4. Bild des maximal erweiterten Ostiums, sonst wie Fig. 3. (Zur Darstellung wurde das Ostium am Kadaver nach querer Durchschneidung der Luftröhre durch starkes Empordrängen des Kehlkopfes zum Klaffen gebracht, durch das bei Fig. 3 genannte Instrument beobachtet und die Zeichnung unter Kontrolle am lebenden Pferd angefertigt, bei welchem das Offenstehen während des Schlingaktes ungemein rasch vorübergeht, weshalb es zeichnerisch schwer festzuhalten ist. Vgl. auch Text S. 580 und Anm. 2 auf derselben Seite.)

Die Figuren 5, 6 und 7 stellen photographische Reproduktionen von Gipsinjektionen der Luftsäcke in linksseitiger Profilan sicht bei wechselnden Lagebeziehungen der Umgebung dar. l = laterale, m = mediale Luftsackabteilung, z = aboraler Teil des Stylohyoides.

Fig. 5. Injektion bei maximaler Streckstellung des Kopfgelenkes unter Herabziehung des Kehlkopfes mittels der Trachea. (Grösste Kapazität.)

Fig. 6. Injektion bei maximaler Kopfbeugung unter Empordrängung des Kehlkopfes. (Geringste Kapazität.)

Fig. 7. Injektion bei maximaler Kopfbeugung ohne Druck und Zug am Kehlkopf.

AUS DER KÖNIGL. UNIVERSITÄTSHOHNKLINIK IN KÖNIGSBERG I. PR.
DIREKTOR: PROF. DR. STENGER.

BEITRAG ZUR KENNTNIS
DER
MENSCHLICHEN CHORDA DORSALIS IM HALS- UND KOPFSKELET,
IHRER
ENTWICKELUNG IN DER ERSTEN HÄLFTE DES FÖTALLEBENS UND IHRER
BEZIEHUNGEN ZUR ANATOMIE DES NASENRACHENRAUMES UND ZUR GE-
SCHWULSTBILDUNG AN DER SCHÄDELBASIS.
EINE ENTWICKELUNGSGESCHICHTLICHE STUDIE.

VON

PRIVATDOZENT DR. A. LINCK,
I. ASSISTENT.

Mit 17 Abbildungen auf den Tafeln 13/16

Als wir vor einiger Zeit eine Geschwulst des Nasenrachens im Verlaufe einer operativen Mittelohreiterung beobachteten, und es sich nach einer Reihe irriger Annahmen durch die mikroskopische Untersuchung herausstellte, dass wir es mit der ungewöhnlichen zufälligen Komplikation eines malignen Chordoms¹⁾ zu tun hatten, ergab es sich von selbst, dass wir uns mit der fötalen Chorda dorsalis näher zu beschäftigen angingen. Durch unsere, zunächst beiläufigen, Untersuchungen fanden wir bestätigt, was bereits in früheren Jahren von den vergleichenden Anatomen und Embryologen (Dursy²⁾, Froriep³⁾, Koelliker⁴⁾, Minot⁵⁾, W. Müller⁶⁾) beim menschlichen Fötus über den Verlauf der Chorda dorsalis gefunden worden war. Wir überzeugten uns auch von der auffallenden Annäherung des Chordabogens an das Epithel der Rachenhaut und von dem häufigen Vorhandensein einer tiefen Epithelgrube — Bursa pharyngea — daselbst, auf deren Beziehungen zur Chorda dorsalis zum ersten Male Froriep³⁾ und nach ihm Nebelthau⁷⁾ vermutungsweise hingedeutet

¹⁾ Zieglers Beiträge Bd. 46, 1909.

²⁾ Dursy, Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Menschen und der höheren Tiere.

³⁾ Froriep, Kopfteil der Chorda dorsalis bei menschlichen Embryonen. Henle Festschrift 1882.

⁴⁾ Koelliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere.

⁵⁾ Minot, Entwicklungsgeschichte des Menschen.

⁶⁾ W. Müller, Über den Bau der Chorda dorsalis. Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft Bd. 6. 1871.

⁷⁾ Nebelthau, Über die Gallertgeschwülste am Clivus Blumenbachii. J. D. Marburg.

hatten. — Nunmehr erschien es uns denn doch wünschenswert, an der Hand eines nicht zu kleinen, einen grösseren Zeitabschnitt des fötalen Entwicklungslebens umfassenden Materials, diesen für die normale und pathologische Anatomie des Nasenrachenraums gleich wichtigen Befunden nachzugehen und gleichzeitig durch genauere Untersuchungen der zelligen Chordaelemente im Laufe der fötalen Entwicklung festzustellen, welche Beziehungen einerseits zwischen den Chordageschwülsten und der fötalen Chorda dorsalis und andererseits zwischen den gutartigen und bösartigen Chordomen untereinander sich nachweisen liessen. Wir hofften auf diese Weise auch manchen Fragen, welche uns bei der Bearbeitung der malignen Chordaneubildung unbeantwortet geblieben waren, näher zu kommen und so einen Beitrag zu liefern zur Kenntnis dieser seltenen Geschwulstform überhaupt und insbesondere zu ihrer Erkennung intra vitam gelegentlich ihres Vorkommens im Nasenrachenraum. —

Es wurden 16 Embryonen verschiedenen Alters verarbeitet. Der jüngste zeigte eine Länge von 2 cm, vom Scheitel bis zum Fuss des ausgestreckten Beins gemessen, der älteste nach derselben Methode des Messens eine Länge von 25 cm. Das Material war fast durchweg in Müllerscher Lösung und Alkohol fixiert. Fötus I—XIV wurde in Paraffin, Nr. XV und XVI in Celloidin eingebettet. Die Färbung der Paraffinschnitte geschah hauptsächlich mit Hämatoxylin-Säurebraun, die der Celloidinschnitte mit Hämatoxylin-Eosin. Daneben wurde mit van Gieson gefärbt. Über die Befunde geben folgende 16 Protokolle ausführlichen Aufschluss.

Fötus I. 2 cm lang.

a) Allgemeiner Verlauf der Chorda dorsalis.

In den Halswirbeln steigen die Zellen der Wirbelsäule in kontinuierlicher Säule empor, treten genau in der Mitte des Proc. odontoides epistrophei aus dem Knorpelkanal und gehen durch das

Gewebe des späteren Lig. susp. atlantis hindurch auf den Rücken des Os occipitale. Am Ende des 1. Achtels von dessen Gesamtverlauf tritt die Chorda in seine Knorpelsubstanz hinein, durchsetzt den Knorpel in schräge gerichtetem, ganz geradlinigem Verlauf und tritt am Ende des 2. Achtels von der Gesamtlänge des Os occipitale an der ventralen Fläche desselben wieder hervor. Von hier geht der Zellstrang in leicht geschlängelter Verlauf zunächst eine kurze Strecke weit dem Knorpel parallel, dicht dem Perichondrium aufliegend, biegt dann mit kurzem Bogen zur Rachenoberfläche um und trifft auf dieselbe ziemlich genau über der Mitte des Os occipitale. Gleich darauf tritt er in die Weichteile der Rachenhaut zurück und nähert sich in ununterbrochenem Verlauf, kranialwärts ziehend, wieder dem Knorpel des Os occipitale. An der Grenze zwischen dem 6. und 7. Achtel desselben dringt die Chorda in die Knorpelsubstanz hinein, verläuft schräg cranialwärts in gerader Linie und macht in ihrem Endverlauf nach der Sella turcica zu einen sanften ventral offenen Bogen, dessen Scheitel das dorsale Perichondrium des Os occipitale eben berührt. Der Chordazellstrang endet mitten im letzten Achtel des Basilarknorpels.

b) Zellformationen und Zellgruppierungen.

Ein weiter, gleichmässig röhrenförmiger Kanal nimmt in der Halswirbelsäule die Chorda dorsalis auf, deren Zellsäule ihn ziemlich vollständig bis zum Epistropheus hinauf ausfüllt. Die Zellen zeigen bei schwacher Vergrößerung undeutliche Grenzen. Das intensiv gelb gefärbte Protoplasma ist fein gekörnt und umgibt in dichter Masse die intensiv blau gefärbten, länglich ovalen oder stäbchenförmigen, ziemlich eng beieinander liegenden Kerne. Bei starker Vergrößerung lassen sich die einzelnen Zellgrenzen mit einiger Deutlichkeit differenzieren, und dabei langgestreckte, vielfach parallel zueinander gestellte spindelige Formen bestimmen. Eine besondere, ausserhalb des Protoplasmas gelegene und different gefärbte Zwischensubstanz ist hier nicht zu konstatieren. Die Knorpelsubstanz der Halswirbel grenzt sich gegen den Kanal mit scharfer, hier und da leicht gewellter Kontur ab. Gleich nach seinem Austritt aus dem Zahn des Epistropheus erweitert sich der Chordakanal ein wenig und zeigt im Ligament. suspens. einige variköse Ausbuchtungen. Letzteren entspricht stets eine bemerkenswerte Dickenzunahme der Zellsäule. Bei genauerem Zusehen erweist sich dieselbe jedoch als eine nur scheinbare, vorgetäuscht durch eine mehrfache Schlängelung und Aufrollung des Chordastranges. Die Zellen zeigen hier neben den bisher konstatierten Spindelformen auch rundliche und cylindrische Gestaltungen. Im allgemeinen sind die Zellgrenzen auch hier nicht sehr deutlich; doch lassen sich meist bei starker Vergrößerung und genügender Lichtabblendung die einzelnen Zellen

gegeneinander abgrenzen. Das Protoplasma ist wie vorher intensiv gelb gefärbt und feingekörnt. Es finden sich hier auch kernlose Protoplasma-Schollen und -Streifen, welche sich von aussen an die geformten Elemente des Zellstrangs anlegen oder mitten unter sie eingestreut liegen, kleine Lücken und Spalten zwischen sich. An einzelnen Stellen bildet sich so aussen ein schmaler, leicht gewellter Protoplasmaum, an welchen sich nach innen zu rundliche und cylindrische Zellen in ziemlich regelmässiger reihenförmiger Anordnung anlegen, deren Kerne annähernd senkrecht zur Oberfläche gestellt sind. Die Zellkerne passen sich in ihrer Gestalt den Zellformen an, sind platt, stäbchenförmig in den spindeligen und cylindrischen, und oval in den rundlichen Zellen. Das umgebende Gewebe des Ligament. suspens. bildet durch glatte Innenkonturen eine scharfe Abgrenzung des Chordakanals. Eine besondere Einscheidung ist jedoch nicht zu konstatieren. Mit dem Eintritt der Chorda dorsalis in den Occipitalknorpel hört die Kontinuirlichkeit ihres Verlaufs auf, indem durch Zusammenfliessen der Knorpelsubstanz der Kanal in mehrere Abschnitte zerlegt wird. Die darin befindlichen inselförmigen Chordateile zeigen spindelige, dichtgelagerte und infolgedessen kaum differenzierbare Zellformen mit langgestreckten, stäbchenförmigen Kernen. Während beim Eintritt in den Knorpel die Zellzüge einander parallel verlaufen, findet sich im Knorpel und beim Austritt des Stranges eine mehr regellose Anordnung der Zellen, da sich ein Teil der Einzelindividuen quer zur Längsrichtung des Chordazuges stellt. Dadurch kommt, weil sich eine solche Querstellung der Zellen in mehreren Lagen hintereinander findet, vielfach eine gewissermassen zwiebelschalenartige Anordnung der Zellen zustande. An der ventralen Fläche des Os occipitale verläuft die Chorda dorsalis in einem ununterbrochenen Kanal, welcher zunächst nach dem Knorpel zu von einem zarten Bindegewebsnetz, nach der Rachenoberfläche zu von den parallel verlaufenden kurzen Bindegewebsfibrillen der Rachenhaut begrenzt wird. Die Chordazellen sind wieder teils in regelmässiger Längsstellung, teils in schalenartigem Durcheinander angeordnet; sie zeigen auch hier in der Hauptsache längliche Gestalt mit stäbchenförmigem Kern; nur am Rande sieht man hier und da vereinzelte Zellen von feingekörntem polygonal geformtem Protoplasma mit rundlichem Kern. Der röhrenförmige Chordakanal erweitert sich bei seiner Umbiegung zur Rachenoberfläche zu einem Trichter, dessen weite Öffnung im Niveau der Rachenschleimhaut liegt (Fig. 1). Dieser Trichter enthält in seiner Mitte den soliden, aus schalenartig angeordneten Zellen bestehenden Chordastrang. Derselbe steigt nur etwa bis zu $\frac{2}{3}$ der Höhe des Trichters. Von da ab wird der Zellverband ein lockerer. Die schalenartige Anordnung der Zellen hört auf. Die cylindrische und spindelförmige Form derselben wird abgelöst durch rundliche Zellgebilde von zartem, blassem Protoplasma mit kleinem rundlichem Kern. Diese Zellform

findet sich bis zum Niveau der Rachenoberfläche und breitet sich hier aus, die Öffnung des Kanaltichters gewissermassen zudeckend. Der ganze übrige Raum des Trichters wird ausgefüllt von einer homogenen, blassblau gefärbten, durchsichtigen Masse, welche die Innenwand in gleichmässiger Lage und Dicke überdeckt und sich dabei eine kurze Strecke weit als schmale homogene Scheide rückwärts in den Chordakanal hinein fortsetzt. Im übrigen ist die homogene Masse des Trichters noch mit kleinen Hohlräumen durchsetzt. Dieselben enthalten Zellhäufchen, bestehend aus rundlichen kleinen Zellen von zartem durchsichtigem Protoplasma und kleinem rundem Kern. Ein direkter Zusammenhang derselben mit dem Hauptstrang der Wirbelsaite ist nicht zu konstatieren. Die Rachenoberfläche zeigt keinen Epithelbelag; nur hier und dort sieht man kleine niedrige Häufchen polygonaler Zellen. — Ziemlich an der von der Oberfläche abgekehrten Spitze des Trichters quillt seine homogene Innenmasse durch eine breite Lücke cranialwärts hervor und bildet dicht nebenbei, von der Rachenoberfläche durch eine schmale Gewebsbrücke getrennt, ein breitbalkiges Maschenwerk (Fig. 1), in dessen Hohlräumen ebenfalls Häufchen von kleinen rundlichen Zellen liegen. Hieran schliesst sich dann wieder der kontinuierlich weiter verlaufende, cranialwärts ziehende Chordakanal. Die homogene Substanz geht auch hier nur eine kurze Strecke weit mit, an der Kanalwand entlang als schmale homogene Scheide, und verliert sich dann spurlos. Im weiteren Verlauf begrenzt wie vordem platt gebnetes Bindegewebe den Chordakanal. In seinem Innern liegen locker aneinander gelagert die Chordazellen, polygonale oder zipfelig ausgezogene eckige Gebilde von zartem feingekörntem Protoplasma mit rundlichen und länglichen Kernen (Fig. 2); sie sind einreihig oder in zwei Reihen angeordnet, und bilden hier und da drüsenartige Zellringe. — Beim Wiedereintritt in den Knorpel zeigt der Chordakanal vielfach an den Wänden flache, homogene, blass-graublaue Auflagerungen, welche sich mit seinen Ausläufern in das Innere fortsetzen, durch dasselbe hindurchziehen und stellenweise mit den zipfelig ausgezogenen Protoplasmafortsätzen der Chordazellen in Verbindung treten. Form und Anordnung der letzteren ist die gleiche, wie unmittelbar vor dem Knorpel Eintritt. Die Zellgrenzen sind indessen in diesem letzten Teil der Wirbelsaite deutlicher zu differenzieren wie vordem. —

Fötus II. 2 $\frac{1}{4}$ cm lang.

a) Allgemeiner Verlauf der Chorda dorsalis.

Die Chorda steigt in der Mitte der Halswirbelsäule in die Höhe in kontinuierlichem Zuge, und tritt aus dem Zahn des Epistropheus in ein rundliches, im Ligament. suspens. gelegenes Knorpelstück. Letzteres liegt dem kleinen Körper des Atlas genau gegenüber und

füllt die bindegewebige Knorpellücke zwischen Zahnfortsatz und Os occipitale nach hinten zu vollkommen aus. Infolgedessen macht die Chorda bei ihrem Heraustritt aus dieser knorpeligen Sonderinsel eine fast rechtwinkelige Biegung, um auf den Rücken des Occipitalknorpels zu gelangen. Hier biegt sie wieder rechtwinkelig um und verläuft auf dem Knorpel dicht aufliegend am Os occipitale entlang cranialwärts. Erst an der Grenze zwischen dem 1. und 2. Drittel von der Gesamtlänge des Basilarknorpels bohrt sich der Chordastrang in dessen Substanz hinein, nimmt einen nach vorne gerichteten Verlauf nach der ventralen Fläche, um etwa in der Mitte der Knorpeldicke spurlos zu verschwinden. An der ventralen Fläche, in der Rachenhaut, findet sich nichts von Chordaelementen. Ein Wiedereintritt in den Knorpel weiter cranialwärts zeigt sich ebenfalls nicht. Erst in dem letzten Ende des Basilarknorpels, welches mit ausgedehnten Knorpelflächen der Nachbarschaft in Verbindung steht, lassen sich kümmerliche, als Chordagebilde zu deutende Zellelemente nachweisen. Übrigens legt sich, bevor der Chordastrang in den Knorpel des Os occipitale eindringt, von hinten her eine mächtige Knorpelplatte an den Basilarknorpel, die Wirbelsaite von hinten umfassend. —

b) Zellformationen und Zellgruppierungen.

In der Halswirbelsäule und in dem eingeschalteten Knorpelstück wird der Chordastrang von einem gleichmässig weiten Knorpelkanal umfasst. Die Zellen selbst sind von spindeliger Gestalt dicht aneinander gelagert und leidlich differenzierbar. Das Protoplasma ist von fast homogener Beschaffenheit und blassgelb gefärbt. Der Knorpel grenzt sich gegen den Kanal durch eine zackige oder scharfe Kontur ab. Von einer scheidenartigen Auflagerung auf der Innenwand des Kanals ist nichts zu finden. Mit dem Austritt aus dem Knorpel werden die Formen der Chordazellen etwas mannigfaltiger, indem spindelige, polygonale und cylindrische Individuen miteinander abwechseln. Das Protoplasma ist hier intensiv gelb gefärbt, fein gekörnt oder ganz fein gefasert. Die Zellgrenzen sind deutlich zu unterscheiden. Auf dem Rücken des Basilarknorpels schwillt der bis dahin dünne Zellstrang fast aufs doppelte seines Volumens an. Die Zellen liegen dabei etwas durcheinander gewürfelt, indem parallele Längsstellung der Zellen mit Querstellung zur Längsrichtung des Chordastranges bunt abwechselt. Bei den quergestellten Zellen quillt an der Oberfläche des Zellstrangs das Protoplasma hier und da zu einem einheitlichen schmalen Saum zusammen, an welchem dann die betreffenden Zellen epithelartig aufgereiht sind (Fig. 3). — Dorsalwärts wird die Wirbelsaite in diesem Teil ihres Verlaufs gegen das umgebende Bindegewebe und die rückwärtige Knorpelplatte begrenzt durch eine feine einheitliche Hülle. Dieselbe besteht zum Teil aus

einigen langausgezogenen und mit ihren Zipfeln zusammenhängenden Spindelzellen, zum Teil aus einer völlig zellfreien, stellenweise etwas gequollenen homogenen Membran. Diese ganze Hülle tritt besonders an solchen Stellen deutlich hervor, wo der hinten angelagerte Knorpel und der innen gelegene Chordastrang ein wenig voneinander zurückweichen. Nach dem Knorpel des Os occipitale zu werden die Chordazellen von einem schmalen, zarten Bindegewebsnetz oder direkt von den peripheren, langgestreckten Knorpelzellen abgegrenzt. An einer Stelle sieht man hier eine Reihe von ca. 10 polygonalen Chordazellen epithelartig aneinandergereiht dem Knorpel aufliegen. Mit dem Eindringen in die Substanz des Basilarknorpels nimmt die Dicke des Chordastrangs wieder ab, und seine letzten Ausläufer bestehen schliesslich nur noch aus lose zu zweien oder einzeln gelagerten rundlichen oder polygonalen Zellen, deren zartes, feingekörntes Protoplasma einen runden Kern in der Mitte umschliesst. Eine differente Zwischensubstanz oder scheidenartige Hülle ist nicht mehr zu bemerken. — Die im letzten verbreiterten Ende des Grundknorpels befindlichen chordazellartigen Gebilde stellen sich dar als kleine aus drei oder vier Einzelindividuen bestehende Zellhäufchen, welche in kleinen runden oder ovalen Knorpelhöhlen liegen. Die Zellen selbst sind klein, rundlich, mosaikartig aneinander gelagert und bestehen aus gelbblassem zartem Protoplasma und blassem rundem Kern. —

Fötus III. 3 cm lang.

a) Allgemeiner Verlauf.

Die Chorda dorsalis steigt in kontinuierlichem, auch in den Wirbelkörpern ununterbrochenem Zuge die Halswirbelsäule hinan, geht aus der Mitte des Zahnfortsatzes hervor, biegt stumpfwinkelig nach vorne, um im Bogen tangential das hinterste Ende des Basilarknorpels zu berühren und dann eine ganz kurze Strecke weit dem Rücken des Os occipitale aufliegend cranialwärts zu ziehen. Am Ende des 1. Achtels der Gesamtlänge des Grundknorpels dringt die Chorda dann zuerst mit sanfter Biegung in die Knorpelsubstanz ein, durchsetzt dieselbe in langgezogener S-Krümmung und kommt etwa mitten im 2. Achtel des Basilarknorpels an der ventralen Fläche desselben wieder zum Vorschein (Fig. 4). Hier wendet sie sich sofort cranialwärts, anfangs dicht am Knorpel entlang, bald aber wieder sich von ihm entfernend und beschreibt in der Rachenhaut einen flachen Bogen. Derselbe nähert sich mit seiner Convexität der Rachenoberfläche, tritt jedoch mit derselben nicht in Berührung. Der craniale Fusspunkt des Chordabogens in der Rachenhaut trifft ungefähr in der Mitte des vorletzten Achtels wieder auf die Knorpelsubstanz des Grundknorpels. Von hier ab verläuft die Chorda dann

schräge vorwärts durch den Knorpel zur Rückenfläche des Os occipitale, erreicht dasselbe aber nicht, sondern biegt in flachem Bogen vorher ab und endet am Anfang des letzten Achtels unter dem Türkensattel. —

b) Zellformationen und Zellgruppierungen.

Der Kanal, welcher die Chorda dorsalis in der Halswirbelsäule umschliesst, ist von wechselnder Weite und zeigt an seiner Innenfläche scharfe, leicht gewellt verlaufende Konturen. Im Innern dieses Kanals bildet die Chorda eine zusammenhängende Zellsäule, welche zwischen sich und der Kanalwand einen breiten Zwischenraum freilässt. Derselbe ist anscheinend leer; jedenfalls wird er nirgends von einer besonderen Zwischensubstanz ausgefüllt. Die Chordasäule selbst besteht hier aus rundlichen und polygonalen Zellen, welche in den engen Teilen des Kanals strangartig in zwei- und mehrfachen Reihen hintereinander angeordnet sind, und in den Kanalerweiterungen sich perlschnur- oder rosenkranzartig durcheinanderwinden. Im letzteren Falle entstehen an einzelnen Stellen Bildungen von drüsenartigem Aussehen, besonders da hier die Zellen häufig einen länglichen, kurzcyllindrischen Typus zeigen. Das Protoplasma der Zellen ist gelbbraun, feingekörnt und umgibt den meist rundlichen stark gefärbten Kern als dichter Hof. In der Zellperipherie ist das Protoplasma vielfach von kleinen hellen Bläschen durchsetzt. Dies fällt auch besonders bei solchen Zellen ins Auge, deren Protoplasma im Schnitt auf der Zellkuppe getroffen wurde, und wo deshalb nur kernlose, blasse Bläschenschollen in Erscheinung treten. In vereinzelter Zellindividuen findet sich dann aber auch eine grössere Vacuole, welche etwa die Hälfte des Zelleibes einnimmt und das Protoplasma mitsamt dem Kern auf die andere Raumhälfte verdrängt. — Im Zahnfortsatz des Epistropheus verengert sich der Chordakanal merklich und ist völlig leer von Zellen. Im Ligamentum suspensorium erweitert er sich dagegen wieder etwas. Seine gleichmässige Lichtung wird hier begrenzt von einer äusseren breiten Zone sehr dicht gelagerter Rundzellen und von einem inneren schmalen, hier und da leicht gewellten homogenen bläulichen Bande. Diese Begrenzung ist rings herum um den Kanal, auch an seiner dorsalen Seite, eine ununterbrochene und gleichmässige. Das innere homogene Grenzband geht übrigens direkt hervor aus der im letzten Abschnitt stärker gewellten scharfen Innenkontur des knorpeligen Chordakanals. — Der Chordastrang stellt sich im Ligament. suspens. dar als ein regelloser, locker gefügter Haufen von polygonalen, rundlichen oder spindelligen, zum Teil langzipfelig ausgezogenen Zellen, deren Kerne, stark gefärbt, sich im wesentlichen der Zellform anpassen. Einzelne Zellen zeigen in dem sonst dichten, gekörnten Protoplasma grössere oder kleinere Blasenbildung. Bei einer Zelle

sieht man den rundlichen Kern völlig frei schwimmend in einem hellen strukturlosen Hof, welchen aussen eine feine, scharf konturierte membranartige Hülle begrenzt. Eine differente Substanz zwischen den Zellen gibt es nicht. — Je mehr sich die Chorda dem Grundknorpel nähert, desto lockerer und durchsichtiger wird der Zellstrang. Auf der Rückenfläche des Occipitale angelangt, zeigt die Wirbelsaite bloss noch kleine Häufchen von rundlichen und spindeligen Zellen und beim Durchtritt durch den Knorpel finden sich nur mehr vereinzelte Zellen. Dabei bleibt aber der Chordakanal ziemlich weit. Seine zellreiche Aussenhülle geht ihm an der ventralen Seite bei Berührung mit der Knorpelsubstanz völlig verloren, während die homogene Scheidenmembran weiter am Knorpel dahinzieht und allmählich in die Grundsubstanz desselben übergeht. An der dorsalen Circumferenz der Chorda bildet die zellreiche äussere Begleitschicht sowohl wie die homogene bandartige Innenscheide auch auf dem Rücken des Basilarknorpels eine kontinuierliche Begrenzung. Nur unmittelbar vor dem Eintritt in die Knorpelsubstanz zeigen beide eine plötzliche Unterbrechung. Durch die so entstehende Lücke drängt sich pilzartig ein dicker Klumpen von Chordazellen dorsalwärts hervor, dessen Einzelindividuen die bereits vorher erwähnten Formen — rundliche, spindelige, cylindrische und eckige — in bunter Abwechslung aufweisen. Ihr Protoplasma ist gut abgrenzbar und dicht um die stark gefärbten Kerne herumgelegt. An vereinzelt Zellen bemerkt man in der Peripherie des Protoplasmaleibes unregelmässige Bläschenbildung. In dem Zellklumpen und um ihn herum sind reichlich gelbliche Protoplasmabröckel gelagert. — Gegen das Bindegewebe des Ligament. suspens. sind die ausgetretenen Chordazellen nicht unmittelbar angelagert; es findet sich vielmehr bei starker Vergrösserung eine ganz feine, aber deutlich sichtbare, lichtbrechende Membran als Grenze. — Den Stiel dieses pilzartigen Chordabruchs bildet eine kegelförmig angeordnete Masse von homogener, durchsichtiger, leicht streifiger Beschaffenheit und blassbläulicher Farbe; an der Spitze des Kegels hängt der Zellklumpen, während die Basis breit an der gegenüberliegenden knorpeligen Wand des Chordakanals haftet. Hier sieht man in der durchsichtigen Masse ein paar kleine Hohlräume, in denen einzelne Zellen von unbestimmter Form und körnigem Protoplasma eingelagert sind. Dieselben gleichen vollkommen den in ihren Kapseln liegenden Zellen der benachbarten Knorpelsubstanz. — An der ventralen Fläche des Os occipitale kommt der Chordakanal in gleichmässiger Weite aus dem Knorpel hervor. Dabei sieht man die scharfe Innenkontur des Knorpelkanals sich direkt fortsetzen in eine teils gerade, teils geschlängelt verlaufende membranartige Hülle, welche den Chordastrang allseitig lückenlos einschiesdet. Die Hülle ist anfänglich dünn, wird aber allmählich etwas dicker, zeigt homogene Beschaffenheit und blassbläulichen Farbenton. Aussen wird diese Scheide begleitet von

parallel verlaufenden Bindegewebsfibrillen. In dem von ihr eingegrenzten Kanal gruppieren sich die Chordazellen in geraden oder geschlängelten und durcheinander gewundenen Reihen und Schnüren. Bei gerader Anordnung sitzen sie auf längeren oder kürzeren Strecken der homogenen Scheide auf und bilden so das Bild eines schönen, kontinuierlichen Epithelbelags. — Die Einzelzellen zeigen in der Mehrzahl runde und polygonale Gestalt; häufig zeigen sie auch kurzcyllindrische Formen. Das Protoplasma umgibt die runden, stark gefärbten Kerne als dichter, bräunlicher, feingekörnter Hof. An vereinzelter Zellen findet sich im Protoplasma, bald in der Mitte, bald am Rande des Zelleibes, Vacuolenbildung; und zwar treten die Bläschen sowohl in der Einzahl, als auch zu mehreren Exemplaren in einer Zelle auf. — In ihrem ganzen ventralen, bogenförmigen Verlauf zeigt die Chorda dorsalis durchweg das gleiche Bild, dieselbe Weite des Kanals, dieselbe kontinuierlich zarte Scheide und die gleichen variierenden Zellformen in gleichbleibender Anordnung. Nur etwa in der Mitte des ventralen Chordabogens, der Rachenoberfläche am nächsten, findet sich noch als Abweichung vom einheitlichen beschriebenen Bilde aussen an der homogenen Scheide ein grosses, dreifächeriges Gebilde von rundlicher Circumferenz, welches gleichsam als abgeschnürtes Stück dem Chordastrang sich von aussen dicht anlegt. Die Aussenwand und die Zwischenstäbe des Fächerwerks sind von derselben Beschaffenheit, wie sie die homogene Chordascheide aufwies, nur sind sie von etwas dickerem Kaliber wie jene. Die Fächer enthalten Chordazellen in kleinen Häufchen zu dreien und vieren, neben- oder hintereinander angeordnet. Diese Zellen sind etwas kleiner, wie diejenigen des Strangs; ihre Form ist rundlich und polygonal, das Protoplasma bräunlich und dicht; die Kerne sind rundlich und dunkel gefärbt. An einzelnen Zellen sieht man auch hier einfache und mehrfache Vacuolenbildung. Die Abschnürung ist übrigens, wie die Verfolgung der Bilder auf Serienschnitten ergibt, nur eine scheinbare, indem man auf einigen Schnitten den Chordahauptkanal mit Zellen gefüllt, sich ventralwärts öffnen, und die beiden Schenkel der homogenen Scheide sich in dem homogenen Fächerwerk verlieren sieht, und es findet sich, dass auch das Lumen des Chordakanals sich durch die Lücke der Scheide in das Innere der Fächer hinein fortsetzt. — In dem Winkel zwischen dem vorgestülpten Chordawulst und der cranialen Fortsetzung des Hauptstrangs findet sich eine einfache Reihe von Chordazellen, circa fünf hintereinandergeordnete Individuen umfassend, mitten im Bindegewebe der Rachenhaut. — Beim Eintritt der Chorda in den letzten verbreiterten Abschnitt des Grundknorpels lässt sich die homogene Scheide als schmaler, kurz gewellter, dunkel gefärbter Saum von der Knorpelgrundsubstanz deutlich differenzieren. In kurzen Abständen verlaufen herüber und hinüber von Wand zu Wand feine und breitere Ausläufer des Scheidenbandes. Die Zellen sind zu

Anfang, gleich nach dem Eintritt in das Os occipitale, nur vereinzelt im Kanal zu finden und zeigen hier spindelige und stäbchenförmige Gestalt. Hier und da sendet das Protoplasma einer solchen Zelle feine zipfelförmige Fortsätze aus, welche stellenweise mit der Scheide des Chordakanals und ihren Ausläufern in Verbindung treten. — Während seines weiteren bogenförmigen Verlaufs im Knorpel erweitert sich der Chordakanal und erreicht an seinem Ende die grösste Breite seines gesamten Verlaufs. Dementsprechend werden die Zellen wieder zahlreicher, und nimmt der Chordastrang an Dicke zu, bis er mit geweihschaukelartiger Verbreiterung endet. Die Zellen sind hier ziemlich dicht mosaikartig aneinandergelagert oder perlschnurartig aufgereiht und durcheinander gewunden. Ihr Protoplasma ist nur in nächster Nähe des Kerns, rings um denselben herum, deutlich als bräunlicher dichter Saum zu konstatieren, während der übrige Zelleib locker, durchsichtig, wie schwammig erscheint dadurch, dass ihn eine Reihe kleiner und kleinster Bläschen durchsetzen. Bei vereinzelter Zellen hält eine einzige grössere Vacuole das ganze Protoplasma besetzt, so dass der dunkelblaue Kern mitten im durchsichtigen hellen Hof gelagert ist, welcher durch eine membranartige, scharf konturierte Hülle gegen die benachbarten Zellen abgegrenzt ist. Die Zellgrenzen zeichnen sich überhaupt durch grosse Deutlichkeit und Schärfe aus. —

Fötus IV. 4 cm lang.

a) Allgemeiner Verlauf.

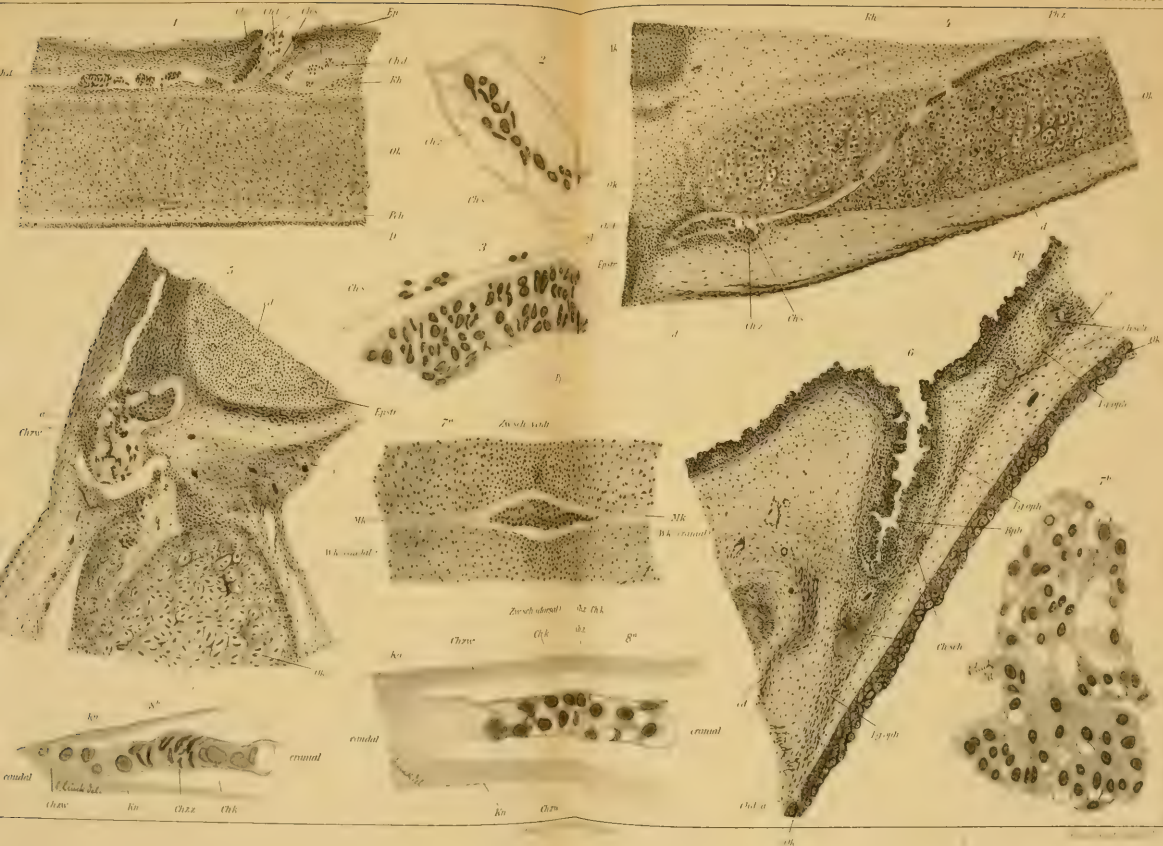
Die Chorda dorsalis durchzieht in kurzen, unterbrochenen Strängen die Halswirbelsäule und den Proc. odontoides des Epistropheus. Sie tritt genau an der Spitze des Letzteren in das Gewebe des Späteren Ligament. suspens. und macht unmittelbar darauf eine fast rechtwinkelige Biegung auf den Basilarknorpel zu, in dessen Knorpelsubstanz sie sich dicht hinter seiner caudalen Gelenkrundung hineinbohrt, um unter Abspaltung einer dünnen Knorpelplatte dicht unter der Rückenfläche cranialwärts weiter zu ziehen. Am Ende des 1. Sechstels von der Gesamtlänge des Grundknorpels biegt die Chorda ventralwärts um, verläuft in ganz kurzem Bogen schräge durch die Knorpelsubstanz und kommt, etwa der Mitte des 2. Sechstels der Knorpellänge entsprechend, an der ventralen Fläche wieder zum Vorschein. Hier biegt der Chordastrang dicht am Knorpel cranialwärts um und verschwindet alsbald in den Weichteilen der Rachenhaut¹⁾.

¹⁾ Dieser und der weiter unten beschriebene Fötus VIII. waren zuerst zur Bearbeitung gelangt, als ich mit den Verschiedenheiten der Chordazellen in Form und Verlauf noch nicht vertraut und in der Auffindung derselben noch

b) Zellformationen und Zellgruppierungen.

In der Halswirbelsäule liegt die Chorda in engen, länglichen, von Knorpel umgebenen Hohlräumen. Die Zellen sind gross, cylindrisch oder dreieckig dicht zusammengelagert, zu zweien und dreien, in Form dünner Stränge. Das Protoplasma ist intensiv gelb gefärbt, homogen, schollig. Die Kerne sind rundlich-oval, meist central gelegen. Das letzte Ende der Chorda im Epistropheus präsentiert sich als ein schmaler homogener, gelblicher Streif ohne Zelleinlagerungen. Kurz vor seinem Austritt erhält dieser Streif ein Lumen. Der so entstehende Kanal erweitert sich im Ligament. suspens. ampullenartig und diese Weite behält er fast unvermindert bei bis zum Eintritt in den Basilarknorpel (Fig. 5). — Im Innern des Kanals liegen die Chordazellen nicht in einem einheitlichen Strang, sondern in kleinen, teils locker, teils auch gar nicht zusammenhängenden Häufchen; oder sie finden sich in Gruppen zu zweien und dreien und auch ganz vereinzelt. Das Aussehen der so sich präsentierenden Chordateile ist also ein recht mannigfaltiges. Den Anfang bilden, unmittelbar an der Kanalöffnung des Zahnfortsatzes, die in Häufchen zusammenliegenden Zellen; sie vereinigen sich zu länglichen oder runden Gebilden und sind mosaikartig aneinander gelagert. Die Einzelindividuen zeigen hier meist eine schöne Regelmässigkeit in rundlicher polygonaler Form. Dazwischen sind aber auch längliche, spindelig ausgezogene Formen zu konstatieren. Das Protoplasma ist fein gekörnt, gelblich-braun, umgibt als dichter Hof die rundlichen Kerne; in der Zellperipherie finden sich reichlich grössere, kleine und kleinste Vacuolen bei einer grossen Anzahl dieser Zellen. Bei anderen Zellindividuen zeigt sich das Protoplasma von keinem Hohlraum unterbrochen und umgibt in gleichmässiger Dichte den Kern. Und wieder bei anderen, allerdings vereinzelt Zellen, ist das Protoplasma in eine einzige grosse Vacuole fast gänzlich aufgegangen, so dass der Kern beinahe nackt in einem hellen Hof zu schwimmen scheint. Die Zellgrenzen, im allgemeinen ziemlich deutlich, werden an den Stellen grösserer Vacuole membranartig verschärft. — Weiter nach dem Os occipitale zu, wo die Zellen einzeln und in kleinen Gruppen liegen, sind die Zellformen bunt und mannigfaltig: rundliche, spindelige, dreieckige, cylindrische und keulenförmige Gebilde wechseln miteinander ab; und dadurch, dass die Vacuolen zu den verschiedensten Verziehungen und Auftreibungen der Zellkörper führen, wird die Buntheit des Zellbildes noch vermehrt. Die Grenzen sind auch hier überall scharf. Eingebettet liegen die Zellen in eine tiefblaue, durchsichtige, homogene, hier und da leicht streifige Substanz. Dieselbe breitet sich nach den Wänden

ungeübt war. Heute neige ich zu der Ansicht, dass die Reste des Chordastranges in beiden Fällen sich noch weiter erstreckt haben dürften, dass dieselben aber in ihrer reduzierten Form von mir übersehen worden sind.



des Kanals zu aus und verdichtet sich hier zu einem schmalen, homogenen Bande, welches den Chordakanal nach innen und aussen, nach dem umgebenden Bindegewebe zu, abgrenzt, als homogene Scheide den Chordastrang rings umgibt und sich sowohl nach dem Epistropheus wie nach dem Os occipitale zu in der Knorpelsubstanz verliert. Nur an der Hinterfläche der Chorda lässt sich diese scheidenartige Verdichtung der homogenen Zwischensubstanz nicht konstatieren und hier findet man die Chordazellen in einzelnen, kleinen Häufchen den Bindegewebszellen des Ligament. suspens. dicht anliegend. — Mit dem Eintritt in die Substanz des Basilarknorpels verengert sich der Chordakanal und wird für eine kurze Strecke völlig leer von Zellen; nur einige Reihen, tropfenartig aneinandergelagerter, bräunlicher Bröckel finden sich hier vor. Vereinzelt konnte man dieselben auch vorher schon bemerken, hier und da zwischen den Chordazellen verstreut. In seinem weiteren Verlauf durch die Knorpelsubstanz verbreitert sich der Chordakanal noch einmal und wird da von einigen mit der knorpeligen Kanalwand zusammenhängenden und von ihr anscheinend ausgehenden bläulichen, homogenen Balken durchzogen. In den dabei entstehenden Fächern und Zwischenräumen liegen spärliche Chordazellen in kurzen einreihigen Zügen. Das Protoplasma dieser Zellen ist undeutlich begrenzt, bröckelig, stark bläulich-braun gefärbt. Die Kerne sind zackig, blauschwarz tingiert. — Hiermit hört dann jeder Zellennachweis im Knorpel auf. Der weitere Chordaverlauf, quer durch den Basilarknorpel, ist nur durch einen schmalen, homogenen, blau und gelb gescheckten Streifen markiert. An der ventralen Knorpelfläche angelangt, fließt derselbe, gleichmässig gelb gefärbt, etwas auseinander und deutet so den Austritt des Chordakanals an. An dieser Stelle setzt ein lang- und derbfaseriger gewellt verlaufender Bindegewebszug an, welcher der Knorpelfläche parallel entlangzieht, um dann allmählich der Rachenoberfläche zuzustreben. Zwischen diesen parallelen Bindegewebsfibrillen nun bemerkt man eine kurze Strecke weit einzelne, reihenartig hintereinandergelagerte, blasse, rundliche Zellen, deren helle Protoplasmaleiber sich von der umgebenden faserigen kollagenen Substanz ebenso deutlich abheben, als sich ihre Kerne durch runde Form und blasse Färbung von den stäbchenförmigen stärker gefärbten Bindegewebskernen unterscheiden lassen. Bei starker Vergrößerung konstatiert man, dass die helle blasse Beschaffenheit der betreffenden Zellen durch Einlagerung grösserer und kleinerer Vacuolen bedingt ist, welche das spärliche feinkörnige Protoplasma mehr oder weniger weit beiseite drängen. Begleitet sind die Zellreihen von einfachen oder doppelten, ganz schmalen homogenen Streifen. — Nachdem diese Chordaelemente spurlos im Bindegewebe der Rachenhaut verschwunden sind, können weitere Chordabestandteile nicht mehr konstatiert werden¹⁾.

¹⁾ Siehe obige Anmerkung.

Fötus V. 4½ em lang.

a) Allgemeiner Verlauf.

In den obersten Halswirbeln kontinuierlich nachweisbar, tritt die Chorda aus der Spitze des Proc. odontoides in das Ligament. suspens., geht mit sanftem, ventral offenem Bogen zum Os occipitale hinüber und dringt gleich am Anfang seiner Rückenfläche in die Knorpelsubstanz ein. Hier macht sie einen weiten Bogen und kommt an der Grenze zwischen 1. und 2. Sechstel von der Gesamtlänge des Basilarknorpels ventralwärts wieder zum Vorschein. Von hier ab lässt sich der Chordastrang nur in einzelnen kleinen Herden nachweisen, bis er etwa in der Mitte des vorletzten Sechstels wieder in die Knorpelsubstanz eintritt. Hier steigt er in kontinuierlichem Verlauf in schräger Richtung cranialwärts zum Dorsum des Os occipitale empor und endet schliesslich mit kurzem nach der Sella turcica zu gerichtetem Haken.

b) Zellformationen und Zellgruppierungen.

Die Chorda dorsalis der obersten Halswirbelsäule liegt in ballonartig erweiterten Hohlräumen der in Differenzierung begriffenen Zwischenwirbelscheiben und bildet in denselben kurze und schmale, mit seitlichen Auftreibungen versehene Stränge. Die Zellen stellen sich dar als polygonale und cylindrische Protoplasmagebilde von gelblicher Färbung und fein gekörnter, hier und da leicht faseriger Beschaffenheit. Der Kern ist meist rundlich-oval. Die Zellgrenzen sind an einzelnen Stellen ziemlich deutlich, an anderen undeutlich und verwaschen. Stellenweise zeigen sich Vacuolen im Protoplasma, meist in Einzahl den Zelleib mehr oder weniger ausfüllend. — Die chordahaltigen Zwischenwirbelräume stehen miteinander in Verbindung durch schmale homogene Streifen, welche den Wirbelkörper annähernd central durchsetzen. Der Zahn des Epistropheus wird von einem einheitlichen engen Kanal durchzogen. In demselben verläuft die Chorda als dünner Strang, der aus einigen wenigen parallel und dicht aneinandergelagerten spindeligen und langcylindrischen Zellen mit stäbchenförmigen Kernen zusammengesetzt wird. — Neben dem dünnen Zellstrang befindet sich in diesem Kanal noch eine bläulich gefärbte, homogene, hier und da streifige Zwischensubstanz, welche sich an einigen Stellen der Kanalinnenwand anlegt, aber ohne sich daselbst irgendwie zu verdichten und so eine besondere Abgrenzung des Chordazuges vorzustellen, wie denn überhaupt die Chorda hier im ganzen bisherigen Verlauf, von den Knorpelrandkonturen abgesehen, jede besondere Einscheidung vermissen lässt. — Die erwähnte bläuliche Substanz tritt an der Spitze des Zahnfortsatzes aus dem mundförmig erweiterten Knorpelkanal in das auseinanderweichende Gewebe des Ligament. suspens. hinein, zu-

sammen mit den locker in ihr suspendierten rundlichen, polygonalen und cylindrischen Chordazellen, welche einzeln oder zu kleinen Häufchen und Gruppen vereint angeordnet sind, und deren gelbliches, zum Teil vacuolisirtes Protoplasma sich leuchtend von dem umgebenden durchsichtigen blauen Medium abhebt. — In seinem weiteren Verlauf durchs Ligament. suspens. erweitert sich der Kanal allmählich und wird nach seinem Eintritt in das Os occipitale, im Anfangsteil der Knorpeldurchquerung, zu einer weiten, rundlich-ovalen Höhle. Sein Inneres wird nur zum Teil angefüllt von der blauen, homogenen und gekörnten Substanz, in welcher die Chordazellen vereinzelt als dünne, schlanke Protoplasmaegebilde mit stäbchenförmigen Kernen, kreuz und quer zueinander, locker eingelagert sind. Etwa in der Mitte der Knorpelbreite verschmälert sich der Chordakanal ganz unvermittelt und geht dann über in einen schmalen, homogenen, blass-gelblichen Streif, der die zweite Breithälfte des Grundknorpels durchsetzt, um an der ventralen Fläche angelangt, etwas auseinanderzufließen. Damit erreicht aber dieser Streif noch nicht sein Ende, sondern er tritt nach scharfer, fast rechtwinkliger Umbiegung cranialwärts in die Weichteile der Rachenhaut hinein und lässt sich hier noch eine kurze Strecke weit kontinuierlich verfolgen. Dann hört er aber auf und stösst mit seinem freien Ende an ein schlank-birnenförmiges, homogenes hellgelbes Gebilde, welches wie ein Hof eine ventral gelegene, kurzcyindrische Zelle mit viereckigem plumpem Kern umgibt. Hieran setzt dann ein schmaler parallelfaseriger Bindegewebszug an, welcher kopfwärts schräg zur Rachenoberfläche verläuft. Zwischen seinen Fibrillen bemerkt man kurz hintereinander, aber völlig voneinander getrennt, zwei kleine, spindelig geformte, homogene gelblich gefärbte Schollen mit spärlichen, zelligen Einlagerungen. Form und Grenzen der letzteren sind unbestimmt und undeutlich; Kern und Protoplasmabestandteile sind blass und von einem hellen, gemeinsamen Hof umgeben. — Die Bindegewebszellen, welche den Schollen anliegen, fassen dieselben mit dichtem Fibrillenkranz ein. Eine besondere Abgrenzung findet sich nicht. Cranialwärts zeigt der Bindegewebszug zunehmende Verbreiterung, umfasst nach kurzem Verlauf allseitig mit seinen auseinander tretenden Fibrillen eine tiefe caudal-dorsalwärts gerichtete Epitheleinstülpung und verliert sich, an den Wänden der letzteren in die Höhe ziehend und schnell dünner werdend, in dem lockeren submucösen Bindegewebe der Rachenschleimhaut. Nur wenige Fasern lassen sich nach kopfwärts dicht unter dem Epithel weiter verfolgen, und dabei bemerkt man noch zwei längliche, schmale, unregelmässige und auch undeutlich begrenzte homogene Schollen ohne Zelleinlagerungen, mitten im submucösen Gewebe dicht unter der Rachenoberfläche liegend. — Unmittelbar vor der Knorpel Eintrittsstelle am Os occipitale treten die Chordaelemente wieder auf und zwar in Form einer kleinen Anhäufung, scharf

konturierter heller Zellen, welche sich schon bei schwacher Vergrößerung stark von der bindegewebigen Umgebung abheben. Bei starker Vergrößerung präsentieren sie sich als länglich-ovale, rundliche und polygonale Protoplasmagebilde von blassgrauer Farbe, welche von mehreren kleinen Vacuolen durchsetzt oder in eine einzige grössere Vacuole fast völlig aufgegangen sind. Im letzteren Falle liegt der rundliche Kern mit spärlichem Protoplasmarest mitten in der Vacuole oder seitlich verdrängt am Zellenrand. — Von diesen vor dem Knorpel gelegenen Zellkomplexen zieht ein schmaler homogener Streif in die Substanz des Grundknorpels hinein und geht alsbald über in einen mit Ausbuchtungen versehenen, ziemlich weiten Kanal. In letzteren liegen, in einiger Entfernung von der knorpeligen Wand und von gekörnter und homogener, teils grau, teils blassblau gefärbter Masse umgeben, die schmalen kurzen Zellzüge der Chorda dorsalis. Die Einzelindividuen sind meist sehr deutlich abzugrenzen, zeigen jedoch im wesentlichen polygonale und spindelige Formen und Vacuolenbildung.

Fötus VI. 4 $\frac{1}{2}$ cm lang.

a) Allgemeiner Verlauf.

Die Zellsäule der Chorda dorsalis tritt als dünner Strang aus den Halswirbeln in den Zahnfortsatz des Epistropheus, durchsetzt denselben in gerader Richtung, fast central gelegen, und tritt nicht genau an der Spitze des Zahnes, sondern unter leichter Abbiegung nach ventralwärts aus demselben heraus in das Gewebe des späteren Ligamentum suspensorium atlantis. Hier biegt der Chordastrang mit leichtem Knick dorsalwärts um, legt sich rückwärts auf die Spitze des Zahnfortsatzes, um dann wenig hinter derselben mit einer neuen weniger scharfen Biegung und unter knäueiförmiger Aufrollung auf die Rückenfläche des Os occipitale zu gelangen. Hier ist der Verlauf zunächst sanft bogenförmig. Der Bogen trifft dann auf den Basilarknorpel selbst unmittelbar hinter dem 1. Zehntel von dessen Gesamtlänge. Die Chorda bohrt sich da anfangs unter ganz geringer Senkung ventralwärts in die Knorpelsubstanz hinein; erst im 3. Zehntel etwa macht sie einen stärkeren Bogen und erreicht ungefähr im 4. Zehntel des Os occipitale dessen ventrale Fläche. Hier tritt die Chorda unter scharfer Biegung cranialwärts in das Bindegewebe der Rachenhaut, und trifft ziemlich genau über der Mitte des Grundknorpels, indem sie sich etwas von demselben entfernt, auf eine flache grubenartige Einsenkung der Rachenschleimhaut, von deren Epithel selbst sie nur durch einige dünne Bindegewebsfasern getrennt bleibt. — Bis hierher war der Verlauf ein kontinuierlicher. Von jetzt ab finden sich in den Rachenweichteilen nur noch ver- einzelte herdförmige Anhäufungen von Chordasubstanz, welche in

kürzeren oder längeren Zwischenräumen voneinander entfernt liegen. Zunächst treten diese Chordaherde von dem Rachenepithel zurück, gelangen aber noch einmal in seine nächste Nähe, um dann endlich in sanftem Bogen wieder zum Basilarknorpel zurückzukehren. Der letzte Herd von Chordasubstanz, der sich in der Rachenhaut befindet, bohrt sich entsprechend dem Anfang des letzten Viertels vom Os occipitale in die Knorpelsubstanz ein. Von hier ab ist der Chordastrang wieder in kontinuierlichem Verlauf zu verfolgen; er zieht, schräg cranialwärts laufend, bis dicht unter das dorsale Perichondrium, nur durch eine schmale Knorpelspange von demselben getrennt, biegt dann in sanftem Bogen wieder ventralwärts um und endet ungefähr 1 mm unter der Sella turcica. —

b) Zellformationen und Zellgruppierungen.

In der Knorpelsubstanz des Epistropheus zeigen die Zellen der Chorda im allgemeinen ein stark verkümmertes Aussehen. Nur in geringer Anzahl finden sich Zellen von länglicher, spindelförmiger oder cylindrischer Gestalt, deren Protoplasma deutlich abgrenzbar und fein gekörnt ist, mit Andeutungen von tropfenförmigen Vacuolen und mit länglich-ovalen oder rundlichen Kernen. In der Hauptsache besteht hier der Chordastrang aus unregelmässigen Protoplasma-Flocken und -Schollen, zwischen denen regellos grössere und kleinere Kerntrümmer eingelagert sind. — Dicht neben diesem Hauptstrang der Chorda bemerkt man im Zahnfortsatz des Epistropheus zwei kurze Nebenstränge, welche in kleinen abgeschlossenen Sonderhöhlen der Knorpelsubstanz eingelagert sind. Sie bestehen aus gut entwickelten Zellen, die rundlich, polygonal und scharf gegeneinander abgegrenzt sind. Ihr Protoplasma ist feingekörnt und mitsamt den gutgefärbten rundlichen oder eckigen Kernen an die Zellwand gedrängt durch Vacuolen, welche in Einzeln oder zu zweien und dreien den übrigen Teil des Zelleibes einnehmen. — Der bisher geschilderte Abschnitt der Chorda dorsalis ist in einem nicht sehr weiten Kanal gelegen, gegen welchen sich die Knorpelgrundsubstanz mit scharfer, ungleichmässiger Kontur abgrenzt. Im Innern des Kanals zeigt sich neben dem Chordastrang eine homogene, stellenweise auch feingekörnte, blauschwarz gefärbte, durchsichtige Substanz, welche Zellen und Zellrudimente mit einem breiten, sich stark durch seine differente Färbung abhebenden Mantel umgibt. — Mit dem Austritt aus dem Zahn des Epistropheus verbreitert sich der Chordastrang und bildet im Ligament. suspens. einen länglich-ovalen Zapfen. Hier sind die Zellen nur zum kleinen Teil von polygonaler Form mit dichtem blaugelbem Protoplasma und central gelagertem Kern; die Gruppierung der Zellen geschieht dann in regelmässigem Mosaik oder in Reihen nebeneinander. In der Hauptsache jedoch bilden die Zellen ein System von vielen grösseren und kleineren Vacuolen.

Das gelbliche Protoplasma ist mehr oder weniger stark reduziert, verzerrt und verdünnt, mit den Kernen randständig gelagert, und bildet durch seine feinen membranartigen Ausläufer die Umrandung der Vacuolen. Das Innere der letzteren ist hell und durchsichtig oder mit einer homogenen, blassblau gefärbten Substanz gefüllt. Durch diese Bläschenbildung erhalten die einzelnen Zellen spindelige, sichelförmige und vieleckige Formen, welche bunt durcheinander gewürfelt sind. Die oben erwähnte blassblaue Masse im Chordakanal des Zahnfortsatzes setzt sich aus demselben in das Ligament. suspens. hinein fort und umgibt als leicht geschlängelt, schmales, homogenes Band den geschilderten Zellkomplex. Die Abgrenzung der Chordazellen ist aber keine ganz geschlossene; infolgedessen bemerkt man an vereinzelter Stellen rundliche und ovale Zellen der Wirbelsäule in unmittelbarer Nachbarschaft der umgebenden schlanken Bindegewebszellen. — Die zapfenartige Verbreiterung des Chordastrangs verjüngt sich schnell wieder, und auf der Hinterfläche des Os occipitale besteht derselbe nur noch aus vereinzelter neben- und hintereinander gelagerten Zellen von länglich-ovaler und spindeliger Gestalt, deren Protoplasma dicht und dunkelbraun gefärbt ist und nur spärliche Vacuolenbildung aufweist. Eine verhältnismässig sehr reichliche blassblaue, teils homogene, teils körnige und wolkige Substanz umgibt die Zellen und grenzt sie gegen Bindegewebe und Knorpel ab. Mit dem Eintritt in die Substanz des Basilarknorpels wird der Zellstrang immer dürriger. In der Mitte des Knorpelquerverlaufs besteht er nur noch aus Zellrudimenten, welche dicht zusammengedrängt in die blassblaue Zwischensubstanz eingebettet liegen. Unter ihnen findet sich ein zackiger dunkelgefärbter Zellkern, welcher von einem Konvolut kleiner, heller Vacuolen rings umgeben ist. Es hebt sich dieses geformte Gebilde aus den übrigen unbestimmbaren Zelltrümmern deutlich hervor. — Hiermit hören dann die zelligen Elemente der Chorda im Knorpel völlig auf, und nur die homogene, hier blau und blassgelb, fleckig gefärbte Substanz deutet als schmaler Streif den weiteren Verlauf der Wirbelsäule an, ohne sich aber durch scharfe Konturen von dem umgebenden Knorpel abzuheben. Erst gegen die ventrale Fläche des Occipitalknorpels hin treten wieder deutliche Grenzlinien auf, und mit dem Austritt des Chordastreifs aus dem Knorpel zeigen sich sofort auch wieder die zelligen Bestandteile, zunächst in einem einreihigen Strang grosser ovaler, länglicher Zellen mit schmalen kernhaltigem Protoplasmasaum am Rande und mit einer grossen hellen Vacuole, welche den übrigen Teil der Zelle einnimmt. Im weiteren Verlauf wird dieser Strang zur doppelt- und dreireihigen Säule, deren Zellen von wechselnder Grösse, aber sonst von demselben Aussehen sind, wie es eben geschildert wurde. Die homogene Substanz begleitet die Zellreihen aussen als kontinuierliche, schmale Scheide, die anfangs korkzieherartig geschlängelt,

weiterhin als glattes Band die Zellen gegen das Bindegewebe der Rachenhaut abgrenzt; sie schiebt sich aber auch zwischen die Zellen hinein und teilt so kleine zellhaltige Fächer im Chordastrang ab. An einzelnen Stellen ist das Scheidenband unterbrochen und lässt die Zellen unbedeckt an das umgebende Bindegewebe herantreten. Nach der Oberfläche der Rachenhaut zu verbreitert sich die Scheidensubstanz allmählich zu einem kugeligen völlig homogenen Gebilde von blassblauer ins gelbliche schimmernder Färbung, welches die Epitheldecke fast berührt und in kleinen Fächern die Chordazellen beherbergt. Dieselben bestehen fast nur aus Vacuolen mit membranartigem, am Rande kernhaltigen Protoplasmasaum. — In herdförmiger, durch zwischentretendes Bindegewebe unterbrochener Anordnung schliessen sich cranialwärts gleichartige homogene Schollen von rundlicher und länglicher walzenartiger Form an, mit gleichen und gleichartig angeordneten Zellgebilden. In dem letzten Chordaherd der Rachenhaut, welcher wieder dicht dem Grundknorpel anliegt, teilt sich die kompakte Scheidensubstanz unter Verdichtung der Aussenschichten in einen länglichen kanalartigen Hohlraum, der anfangs schmal ist, sich allmählich erweitert und in die Knorpelsubstanz hineinbohrt. Die darin enthaltenen Chordazellen liegen zunächst in dünnem Strang eng aneinander und sind länglich cylindrisch oder spindelig mit stäbchenförmigen und ovalen Kernen. Vacuolen bemerkt man nicht darin; doch ist ihre Bildung durch das Auftreten rundlicher heller Zonen angedeutet. Dorsalwärts und nach der Sella turcica zu wird der Strang dicker und bildet am Schluss des ganzen Chordaverlaufs ein breites, mit kurzen Auswüchsen versehenes, gewundenes Zellband. Die einzelnen Individuen desselben stellen sich dar als grosse helle Zellen. Das blassgelbe, feingekörnte Protoplasma umgibt den stark gefärbten bald runden, bald eckigen Kern in schmalen Zone, oder geht schweiförmig von ihm aus und legt sich unter feinem Auslaufen an die zarte, scharf konturierte Hülle, welche die grossen und kleinen Hohlräume umgibt, von denen die Zellen fast ausnahmslos völlig ausgefüllt sind. Der schmale Zwischenraum zwischen Chordastrang und der Knorpelwand des Kanals ist nicht ganz leer, sondern weist eine blassgrau-blaue durchsichtige Zwischensubstanz auf, welche sich wolkig und schollig ausbreitet, und sich an einzelnen Stellen nach der Kanalwand hin zu einer feinen, homogenen Scheide verdichtet. An vielen anderen Stellen stossen die Chordazellen direkt an den Knorpel oder sie liegen ohne besondere Abgrenzung in geringerer Entfernung von demselben.

Fötus VII. 5 cm lang.

a) Allgemeiner Verlauf.

Nach geradem, kontinuierlich nachweisbarem Verlauf im Epistropheus tritt die Chorda dorsalis ziemlich genau an der Spitze

des Zahnfortsatzes heraus in das Ligament. suspens., biegt fast rechtwinkelig nach vorne um und bohrt sich nach kurzem, geradem Weg durch das Bindegewebe von hinten her in die gewölbte caudale Gelenkfläche des knorpeligen Os basilare hinein, durchsetzt fast ohne die Richtung zu ändern unter ganz geringer Abbiegung die Knorpelsubstanz und kommt ungefähr am Ende des 1. Achtels von der Gesamtlänge des Grundknorpels an der ventralen Fläche desselben zum Vorschein. Mit leichter Biegung cranialwärts strebt die Wirbelsaite dann in schrägem Verlauf zum Epithel der Rachenoberfläche empor, welches ihr durch rückwärtige Einstülpung bis auf fast $\frac{1}{3}$ des Weges entgegenkommt. In dieser Partie ist die Chorda nur in einzelnen kleinen Herden nachzuweisen oder ihr Weg ist durch Begleitbefunde in charakteristischer Weise angedeutet. Auch von hier — der Epitheleinstülpung — ab sind nur vereinzelt Chordastücke zu konstatieren, von denen das erste dem Epithel dicht anliegt und das letzte bereits wieder eine Strecke weiter cranialwärts, dem Anfang des vorletzten Achtels vom Os occipitale entsprechend, mit dessen Knorpelsubstanz in Berührung tritt. Die dazwischen befindlichen spärlichen Chordaherde sind in ziemlich grossen Abständen voneinander und in geringer Entfernung von der Rachenoberfläche hintereinander aufgereiht und beschreiben mit ihrem Weg einen flachen, dorsal offenen Bogen. — Im verbreiterten Ende des Basilarknorpels geht der Verlauf der Chorda geradlinig in schräger Richtung cranial- und dorsalwärts und sie endet mit schmalem Schlussstück dicht unter dem Perichondrium der dorsalen Knorpelfläche.

b) Zellformationen und Zellgruppierungen.

Der Chordakanal ist im Epistropheus durch Einschnürungen unterbrochen und in den erhaltenen Lichtungen buchtig erweitert. Die Zellen darin sind in mässig viel bläulich gefärbte, streifige Zwischensubstanz eingebettet. Sie präsentieren sich als länglich geformte Zellkörper mit rundlichen und stäbchenförmigen Kernen. Die Zellgrenzen sind etwas unscharf. Die knorpeligen Wände des Chordakanals zeigen scharfe dunkler gefärbte, unregelmässige Konturen. Im Ligament. suspens. liegt der Chordastrang in einem gleichmässig weiten Kanal, dessen Umgrenzung aussen von einer spärlichen Zahl spindeligem Bindegewebszellen und innen von einem nicht sehr breiten, gerade sich hinziehenden homogenen Bande von bläulicher Farbe gebildet wird. Das Innere dieses Kanals wird ziemlich vollständig ausgefüllt von den Chordazellen, welche zu grösseren Komplexen aneinander gelagert sind. Das Protoplasma derselben ist blassgelb, feingekörnt; ihre Zellform ist mannigfaltig gestaltet dadurch, dass das Protoplasma fast aller Zellen verschiedenartige Vacuolenbildung erkennen lässt. Die Vacuolen sind bald gross, bald klein; hier in

Einzahl, dort in Mehrzahl in einer Zelle vorhanden. Der Kern, rund oder oval, zeigt stets einen dichten Protoplasmahof, dessen feine Ausläufer in der Peripherie die Vacuolen begrenzen. Die Zellen erhalten durch diese auf ihre Form einwirkenden Momente runde, polygonale, sternförmige, sichelartige und spindelige Gestalten. Zwischen den Chordazellen sind hier und da grosse oder kleine Lücken, die entweder leer oder mit homogener, bläulicher Zwischensubstanz ausgefüllt sind. — Mit dem Eintritt in den Grundknorpel geht der Chorda die zellige Begleitschicht verloren und die homogene Innenscheide verschwindet in der Knorpelgrundsubstanz. Die Zellen treten hier zu einem allmählich dünner werdenden Strang zusammen, ohne dass sich ihr sonstiges Verhalten in Anordnung, Gestalt und Vacuolenbildung änderte. Auch kleine homogene Schollen der bläulichen Zwischensubstanz finden sich hier noch zwischen den Zellen. Weiter im Knorpelinnern wird die Lichtung des Kanals enger und der Chordastrang noch dünner, bis er schliesslich nur noch aus einer einzeiligen Reihe von schmalen, spindeligen Zellen besteht, deren langgestreckter Protoplasmaleib nur tropfenförmige Bläschen enthält. — Dann hört mit dem Lumen des Kanals auch der zellige Inhalt derselben vollkommen auf, und nur ein gelblich blauer, homogener Streif bezeichnet den weiteren Verlauf der Chorda bis auf die ventrale Fläche des Os basilare. Hier geht aus dem homogenen Chordastreif eine langgestreckte spindelförmige, gleichfalls völlig homogene Scholle hervor, welche sich von dem umgebenden faserigen Bindegewebe schon bei schwacher Vergrösserung deutlich abhebt. Bei starker Vergrösserung erkennt man in diesem blassgelb gefärbten Gebilde ein System von länglichen, unregelmässigen Fächern. In diesen und auch direkt in die homogene Substanz sind Zellen eingelagert. Ihr gut gefärbter rundlicher Kern wird von einem feingekörnten Protoplasmaum umgeben. Den übrigen Platz in den Fächern nehmen Vacuolen ein, in Einzahl, auch zu zweien und dreien nebeneinander. Vacuolen finden sich auch in den direkt in die Schollensubstanz gelagerten Zellen. Auf diese Weise erhalten die Chordazellen schon bei schwacher Vergrösserung ein charakteristisches blasiges Aussehen. Ihre Gestalt ist im allgemeinen länglich-oval. — Mit diesem homogenen, zellhaltigen Gebilde verschwindet die Chorda dorsalis dann spurlos. Es schliesst sich an die spindelige Scholle ein scharf von der sonstigen bindegewebigen Struktur der Rachenhaut sich abhebender, durch die Dürbheit und Grösse seiner Fibrillen und Kerne ausgezeichneter Bindegewebsstrang an. Derselbe verbreitert sich fächerförmig, schräg zur Rachenoberfläche ziehend, und umfasst mit seinen Fasern eine tiefe, grubenartig rückwärts gerichtete Epitheleinsenkung. An den auf dem Querschnitt kopfwärts gelegenen Schenkel dieser Epithelgrube, kurz bevor derselbe in sanftem Bogen in das Niveau der Rachenoberfläche übergeht, stösst unmittelbar, die basale Zell-

schicht des Epithels direkt berührend, ein länglich ausgezogener Ring von homogener Substanz, dessen grösster Durchmesser der Rachenschleimhaut parallel verläuft. In dem Lumen dieses Ringes findet sich eine kleine Anzahl von Zellen, welche bei schwacher Vergrösserung nur aus kleinen rundlichen Kernen zu bestehen scheinen. Mit starkem System erkennt man an letzteren jedoch ganz helle feinkörnige Protoplasmaränder, welche in die Lichtung und an die homogene Wand des Ringes feine Ausläufer entsenden. Daneben finden sich im Ringinnern zarte homogene Streifen und Schollen, wodurch auch hier bei starker Vergrösserung eine Andeutung von Fächerbildung zustande kommt. — In grösseren Zwischenräumen folgen cranialwärts, mitten im Bindegewebe der Rachenhaut, noch einige kleinere homogene Schollen von mehr kompaktem, rundlichem Aussehen. Aber auch hier sind vereinzelte kleine Vacuolen zu konstatieren. Hier und da liegt solch einem kleinen Bläschen eine einzelne Zelle an, deren feinkörniger Protoplasmahof sichelförmig in den Rand dieser Vacuolen übergeht. Oder eine einzelne Zelle liegt mitten in einer kleinen Vacuole darin und ihr Protoplasma ist selbst auch von kleinsten Bläschen durchsetzt. — Den Schluss des Chordanachweises in der Rachenhaut bilden zwei Zellhäufchen schon wieder ganz in der Nähe des Grundknorpels. Die Zellen liegen in einer blassgelblichen, homogenen und streifigen Substanz eingebettet. Ihr Protoplasma umschliesst einen rundlichen Kern und enthält fast durchweg ovale und langgestreckte Vacuolen. Stellenweise ist das Protoplasma vollständig in die Vacuolenbildung aufgegangen, so dass der Kern gewissermassen nur das Centrum abgibt für die von ihm ausgehenden feinen protoplasmatischen Vacuolenwände. — Von diesen beiden letzten Zellhäufchen zweigt sich dann ein homogener schmaler Streif schweifartig ab und geht in die Substanz des Grundknorpels über. Im verbreiterten Endteil des Os basilare sind anfangs nur schmale, hintereinander folgende leere Abschnitte des Chordakanals zu konstatieren. Erst im letzten und längsten Kanalabschnitt findet sich eine einreihige, gerade Zellsäule mitten in der Lichtung verlaufend. Sie besteht aus hintereinander gereihten, ovalen und länglichen Zellen, von denen jede an einem Pol den von schmalem sichelförmigem Protoplasmasaum umgebenen, runden Kern enthält und am anderen Pol von einer Vacuole eingenommen ist.

Fötus VIII. 5 cm lang.

a) Allgemeiner Verlauf.

Am Epistropheus zeigt die Chorda dorsalis einen kontinuierlichen Verlauf. Etwas vor der Spitze des Zahnfortsatzes geht sie aus engem Kanal in das Ligamentum suspensorium über, durchmisst

dasselbe in geschlängeltem Zuge und tritt von hinten her auf den Rücken des Os occipitale. Hier verläuft sie dicht auf der Knorpelsubstanz, gewissermassen in eine Rinne derselben eingelassen. Am Ende des 1. Achtels von der Gesamtlänge des Grundknorpels biegt die Chorda mit kurzem Bogen ventralwärts in denselben hinein, durchquert ihn und erscheint in der Mitte des 2. Achtels wieder an seiner ventralen Fläche. Von hier ab sind in kurzen Abständen nur charakteristische, herdförmige Reste von Chordasubstanz nachzuweisen. Dieselben treten mit einer tiefen Epitheleinstülpung in Berührung und verlaufen dann der Rachenoberfläche parallel dicht unter der Schleimhaut noch eine Strecke cranialwärts. — Dann verschwindet die Chorda dorsalis spurlos in den Weichteilen der Rachenhaut und kann auch im Endteil des Basilarknorpels nicht wieder aufgefunden werden¹⁾.

b) Zellformationen und Zellgruppierungen.

In dem Epistropheus und seinem Proc. odontoides besteht die Chorda dorsalis aus kümmerlichen Zell- und Kerntrümmern, die in engem Knorpelkanal aufwärts ziehen. Hier und da erkennt man deutlicher einen eckigen Kern, um den herum sich ein heller, gegen die Umgebung schärfer begrenzter Hof befindet. Im übrigen ist der Chordakanal mehr oder weniger angefüllt von körnigem, graublau gefärbtem Material, oder er ist überhaupt lumenlos und nur durch einen breiten, am Rand blau, in der Mitte mehr gelblich gefärbten Streif angedeutet. — Mit dem Austritt aus dem Zahnfortsatz erweitert sich der Chordakanal und verläuft mit Schlängelungen und mit Ausbuchtungen versehen durch das Bindegewebe des Ligament. suspens. — Die Wand des Kanals wird gebildet aussen von einer Schicht langgestreckter Spindelzellen; namentlich an den auf isolierten Querschnitten getroffene Ausbuchtungen des Chordakanals sieht man diese Fibrillen in schöner Regelmässigkeit die äussere Wand bilden. Nach innen zu wird der Chordakanal hier überall ausgekleidet von einer schmalen, blassgrau gefärbten membranartigen Scheide von homogener Beschaffenheit. Ein Komplex polygonaler, hier und da auch länglicher, cylindrischer und spindelförmiger Zellen, deren gut gefärbte Kerne der Zellform angepasst sind, füllt das Innere dieses Kanalteils aus. Das Protoplasma weist die mehrfach beschriebene Beschaffenheit und Gruppierung auf und zeigt Vacuolenbildung. Im allgemeinen sind die Zellen mosaikartig, zu breiten und schmäleren Strängen vereint, angeordnet. An anderer Stelle sind die Zellen — sämtlich von lang ausgezogener Form — pallisaden- oder strahlenförmig neben- und hintereinander gruppiert. Eine grössere Gruppe von Zellen liegt um einen grösseren gemeinsamen Hohlraum herum-

¹⁾ Obige Anmerkung bei Fötus IV.

gelagert, und indem dieselben durch lange feine Protoplasmafortsätze mit gegenüber liegenden Zellen in Verbindung treten, schicken sie dünne protoplasmatische Scheidewände durch den Hohlraum hindurch. — Einzelne Zellen zeigen eine auffallende Abweichung in der Grösse im Vergleich zu den übrigen Zellen. Der rundgeformte Protoplasmaleib ist über doppelt so gross, wie bei den benachbarten Zellen, und der ovale Kern verhält sich mit seiner Grösse entsprechend. Zwischen den Zellen in Lücken und Spalten und um sie herum in reichlicher Menge findet sich eine blassblaue, teils homogene, teils feinfaserige Substanz, hier und da zu wolkigen Streifen und Wirbeln zusammen geballt. Dieselbe tritt mit dem homogenen Randstreifen vielfach in innige Berührung, und in ihr liegen die Chordazellen auch paarweise nebeneinander und ganz vereinzelt. — Mit dem Eintritt der Chorda in die Substanz des Grundknorpels geht die zellige äussere Kanalhülle verloren. Die homogene Innenscheide zieht mit hinein und hebt sich noch eine Strecke weit deutlich von der Knorpelgrundsubstanz ab, bis sie im Lumen des Kanals zusammenfliesst und auch nach aussen in den Knorpel übergeht. — Solange der Chordakanal noch ein Lumen zeigte, solange lassen sich auch zellige Elemente in ihm nachweisen. Allerdings werden dieselben immer kleiner und dürrtiger; ihr Protoplasma zeigt undeutliche Grenzen, und die Kerne sind ebenfalls kleiner, sehr stark tingiert und zackig verändert. Fast alle Zellen enthalten in ihrem Innern Vacuolen, trotz der Reduziertheit ihres Protoplasmas. Bevor die Chorda das zweite Breitendrittel des Grundknorpels im Querverlauf erreicht hat, hört der zellige Stranganteil vollständig auf. Es markiert den weiteren Verlauf ein S-förmig gekrümmter homogener blauer Streif, der sich durch Fehlen der Kapselzellen allein von der umgebenden Knorpelgrundsubstanz abhebt. An der ventralen Fläche des Os occipitale erscheint der Streif leicht verbreitert und von gelblicher Farbe. Die Knorpelsubstanz zeigt an der Austrittsstelle eine dellartige Vertiefung. Von Chordazellen fehlt hier jede Spur. In einer kurzen Entfernung vom Os basilare, auf der geraden Verbindungslinie zwischen Chordaaustritt und der Kuppe der oben erwähnten Epitheleinstülpung findet sich unmittelbar vor der letzteren eine länglich-ovale homogene Scholle von gelblicher Farbe, welche von Bindegewebszellen kapselartig eingefasst wird. In dieser Scholle bemerkt man vereinzelt Zellen. Dieselben bestehen aus einem rundlichen, gut gefärbten Kern mit einem schmalen Protoplasmasaum und aus Vacuolen in verschiedener Grösse und Anzahl. Letztere umgeben die Zelle entweder wie ein heller Hof allseitig, oder aber sie dehnen sich in dem einen Zellpol aus und drängen den Kern mit dem Protoplasma in den anderen Pol. — An dem stark zugespitzten, dem Grundknorpel zugekehrten Ende der Scholle findet sich noch eine kleine Gruppe von Zellen, deren rundlicher Kern und durchsichtiges helles, polygonal begrenztes Protoplasma

sie aus den umgebenden Bindegewebszellen deutlich heraushebt und als Chordazellen erkennen lässt. Auf einem Schnitt in der Serie teilt sich diese Schollenspitze in zwei Schenkel, von denen jeder mit solchen Zellen der Chorda dorsalis besetzt ist. — Das andere ventrale Ende dieser homogenen Scholle hängt durch einen ganz kurzen parallel- und derbfaserigen Bindegewebszug mit der Kuppe erwähnter Epithelgrube zusammen. Die Fibrillen teilen sich und begleiten die Wände der Schleimhauteinstülpung bis zur Rachenoberfläche. — Die nächsten differenzierbaren Chordaelemente präsentieren sich in Gestalt einer dicht unter dem Epithel parallel zur ebenen Rachenschleimhaut verlaufenden Röhre. Die Wandungen derselben sind dick und auf dem Querschnitt hier und da geschlängelt. Sie fassen zwischen sich in kleinen durch homogene unregelmässige Verbindungszüge hergestellten Fächern locker angeordnete Zellgruppen. Die Einzelindividuen der letzteren bestehen eigentlich nur aus einem rundlichen oder eckigen Kern und aus je einer Vacuole. Von Protoplasma findet sich bei ihnen so gut wie nichts. Die Vacuole umgibt meist den zu ihr gehörigen Kern mit hellem durchsichtigen, nach aussen scharf begrenzten Hof. Hier und da finden sich im Innern einer Vacuole feine Protoplasmafortsätze, welche von dem Kerne ausgehen und sich sternartig verzweigen. — Hiermit hat dann die Wirbelsäule dieses Fötus anscheinend ihr Ende erreicht.

Fötus IX. 5 1/2 cm lang.

a) Allgemeiner Verlauf.

In der Halswirbelsäule ist der Verlauf der Chorda dorsalis kontinuierlich zu verfolgen. Man sieht sie schnurgerade den Proc. odontoides des Epistropheus hinansteigen und genau in der Mitte seiner Spitze heraustreten. Hier biegt sie rechtwinkelig um und gelangt auf den Rücken des Os basilare, verläuft zunächst auf dem Perichondrium desselben dicht aufliegend cranialwärts und bohrt sich mit sanftem Bogen durch dasselbe hindurch in die Knorpelsubstanz hinein, etwa an der Grenze zwischen 1. und 2. Achtel von der Gesamtlänge des Grundknorpels. Die Durchquerung desselben geschieht in S-förmiger langgezogener Krümmung, und etwa in der Mitte des 2. Achtels tritt die Chorda an der ventralen Fläche des Os basilare wieder hervor. In der Rachenhaut hört der kontinuierliche Nachweis der Chorda dorsalis auf. Herdweise hintereinandergereiht, dem Epithel der Rachenoberfläche, das auch hier eine grubenartige Einstülpung aufweist, mehr oder weniger genähert, finden sich umschriebene Reste der Wirbelsäule mitten im Bindegewebe eingelagert. Der letzte Chordakomplex an der ventralen Fläche des Os basilare liegt wieder dicht vor der Knorpelfläche, und an der Grenze zwischen dem 6. und 7. Achtel des Basilarknorpels konstatiert man den Wiedereintritt der Chorda in die Knorpel-

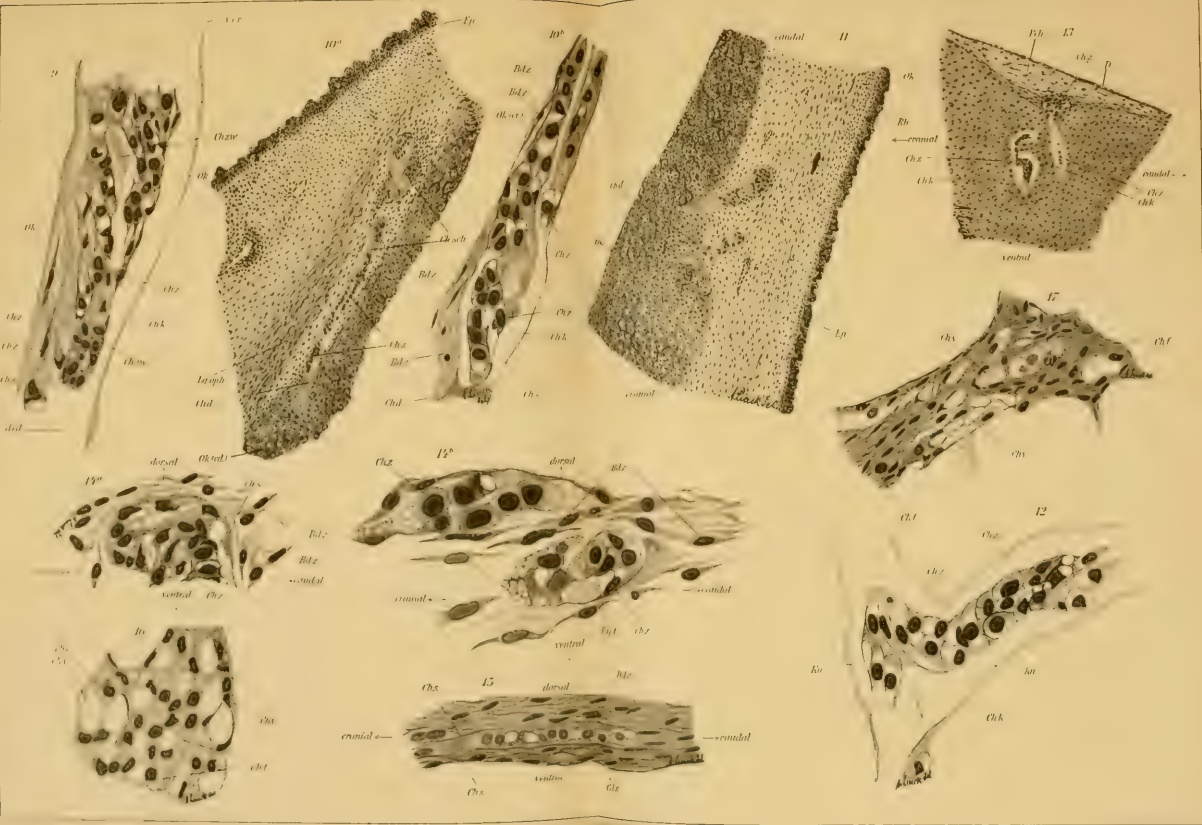
substanz desselben. In dem verbreiterten Schlusstück des Os occipitale endet die Wirbelsäule nach kurzem Zickzackverlauf, ohne die dorsale Knorpelfläche noch einmal erreicht zu haben.

b) Zellformationen und Zellgruppierungen.

Die zelligen Chordabestandteile der Halswirbelsäule sind nur in den Zwischenwirbelscheiben enthalten; sie liegen hier in runden oder länglichen Hohlräumen, gegen welche sich die umliegende Knorpelsubstanz durch einfache, mehr oder weniger scharfe Konturen abgrenzt. Die Chordazellen sind hier zu dichten Zellmassen vereint, welche die Zwischenwirbelhölräume beinahe gänzlich ausfüllen und sich so in ihrer Form denselben im wesentlichen anpassen. Die Einzelzellen sind von polygonaler, cylindrischer und spindeliger Gestalt und mosaikartig aneinander gelagert. Ihr Protoplasma ist gelblich gefärbt und feingekörnt; die Kerne sind rund, stark tingiert. Die Zellgrenzen präsentieren sich in auffallender Schärfe. Fast jede Zelle enthält in ihrem Protoplasma eine grössere oder kleinere Vacuole. Häufig weicht der Kern derselben aus und rückt an die entgegengesetzte Zellwand. Seltener bleibt der Kern mit schmalem Protoplasmasaum in der Zellmitte und wird von der Vacuole rings umschlossen. Vereinzelte Zellen enthalten einige Bläschen auch in der Peripherie ihres Protoplasmaleibes. Bei manchen Zellen ist statt einer Vacuole nur eine rundliche helle, scharf umschriebene Zone zu konstatieren. Die Zellkomplexe der Chorda dorsalis in den Zwischenwirbelräumen werden wieder in kleinere Gruppen zerteilt durch Spalten und rundliche Lücken, welche ein feines Netzwerk von regellos durcheinander ziehenden tiefblauen Fasern enthalten. — Dieselben Fasern finden sich auch an der Peripherie der Chordazellhaufen und stehen mit einer teils feinfaserigen, teils homogenen blassblauen Substanz in Zusammenhang, welche sich an der Innenfläche der knorpeligen Kanalwände in mehr oder weniger dicker und dichter Schicht ausbreitet. — Die Zwischenwirbelräume der Chorda dorsalis setzen sich mit dünnen Kanälen in die Substanz der Wirbelkörper fort, und in diese Kanäle hinein ziehen strangartige Ausläufer der zelligen Chordakomplexe, welche sich mit zunehmender Verengerung des Kanallumens immer weiter verdünnen, bis schliesslich mit Aufhören des Kanals ein einzeliger Zellstreifen, aus langgezogenen, fast stäbchenförmigen Individuen bestehend, sich in der Knorpelsubstanz des betreffenden Wirbelkörpers verliert. — Letzterer zeigt dann in seiner Mittelachse stets nur einen schmalen, homogenen, lumenlosen, blassblaugelblichen Streif, welcher die Verbindung zwischen den zellhaltigen Hohlräumen der Zwischenwirbelscheiben herstellt. In diesen Streifen findet sich nur hier und da eine spaltförmige Lichtung, die einen dünnen fadenförmigen Zug von Zell- und Kerntrümmern enthält. Nur ganz vereinzelt lassen

sich zwischendurch leidlich erhaltene Chordazellen mit Protoplasma, Kern und Vacuole konstatieren. — Im Körper des Epistropheus zeigt sich in engem Kanal ein schlanker spindelförmiger Komplex von Chordazellenmosaik, während im letzten Ende des Zahnes wieder nur verkümmerte Zellreste in fast lumenlosem homogenem Streif zu sehen sind. — Mit dem Austritt aus dem Zahnfortsatz erweitert sich der Chordakanal, durchsetzt in leicht gewundenem Verlauf das Ligament. suspens. und zieht, stellenweise varikös erweitert, auf den Rücken des Os basilare. Die Wand des Kanals besteht aus einem homogenen blassblauen Bande. Dasselbe zeigt keine ganz gleichmässige Breite, sondern ist in den verschiedenen Partien breiter oder schmaler. Von aussen legen sich die Spindelzellen des Ligaments heran, ohne dass sich ein regulärer Fibrillenstrang herausfinden liesse, der als zellige Aussenscheide anzusprechen wäre. Im Innern des Kanals ziehen die Chordazellen cranialwärts. Sie liegen anfänglich in dichten Haufen. Allmählich lockert sich der Verband. Die Zellen sind dann in schmalen Strängen verteilt, die sich sowohl in der Mitte des Kanals, wie auch in seiner Peripherie, dem homogenen Scheidenbände anliegend, finden. Zuletzt bemerkt man die Chordazellen nur mehr vereinzelt und in kleinen Gruppen zu zweien und dreien. Die Form und das Aussehen der Einzelindividuen ist in den einzelnen Abschnitten des Chordaverlaufes im Ligament. suspens. ein sehr verschiedenes. Anfänglich in den dichten Anhäufungen zeigen die Zellen regelmässige polygonale und cylindrische Formen in mosaikartiger Anordnung. Die Zellgrenzen sind scharf. Das Protoplasma ist bräunlich-gelb und feingekörnt. Der Kern ist rund und stark gefärbt. Ihn umgibt das Protoplasma nur in vereinzelter Zellen als einheitliche dichte Masse. Bei den meisten Zellindividuen ist dasselbe mehr oder weniger aufgegangen in der Bildung von Vacuolen, welche in Einzahl und zu mehreren die Zelle besetzt halten. Sie füllen dabei entweder polständig die Zelle zur Hälfte oder umgeben als heller Vacuolenring den central gelegenen und mit schmalen Protoplasmasaum bekleideten Kern, oder auch sie sitzen an der äussersten Peripherie dem Zelleib in Tropfenform auf. Hier und da bemerkt man bei stärkster Vergrösserung, dass auch bei Zellen mit anscheinend dichtem Protoplasma der Zelleib von kleinsten Maschen durchsetzt ist, wodurch er ein schwammiges, netzartiges Aussehen erhält. — Die regelmässige Form der Zellen geht mit dem Lockerwerden ihres Verbandes verloren. Man findet dann in den kurzen Zellzügen und kleinen Zellgruppen und namentlich auch bei den vereinzelter Individuen ausserordentlich mannigfaltige und bunte Formen, die dadurch entstehen, dass sich das Protoplasma nach den verschiedensten Richtungen hin spindelig, kolbig, strahlig oder sternförmig auszieht, und dass die in der Zelle auftretenden Vacuolen bald grösser sind, bald ganz klein, bald in Einzahl, bald in Mehrzahl sich vorfinden, hier in der Mitte des

Protoplasmaleibes, dort in einem seiner Ausläufer sitzen und die Zelle verzieren. Die Zellgrenzen sind hier nicht überall scharf; vielfach geht das Protoplasma allmählich in das umgebende Medium über. Letzteres füllt als homogene blassblau gefärbte, ziemlich durchsichtige Masse den freien Raum des Chordakanals aus, umhüllt die Zellen von aussen und findet sich auch in den Spalten und Lücken der einheitlichen Zellkomplexe. Die homogene Scheide des Chordakanals hebt sich auch an den Stellen, wo ihr keine Zellen innen anliegen, durch scharfe Kontur von der sonst ziemlich gleichartigen, nur vielleicht etwas durchsichtigeren und blasser gefärbten Innenmasse ab. — Unter plötzlicher starker Verengung seines Kanals biegt der Chordastrang in das Os basilare hinein und durchsetzt dessen Knorpelsubstanz als lumenloser, homogener, blaugelb scheckig gefärbter Streif. Von zelligen Chordaelementen findet sich nichts darin. Nur an seinem Anfang beherbergt dieser Streif einige kümmerliche, körnige Zell- und Kerntrümmer des Chordastranges. — An der ventralen Austrittsstelle des gelben Chordastreifs lassen sich auf einer kurzen Strecke überhaupt keine Chordabestandteile konstatieren. Hier setzt aber alsbald ein schmaler, derbfaseriger Bindegewebszug an, welcher die Rachenhaut in schräger Richtung cranialwärts durchzieht und der Schleimhautoberfläche zustrebt. Auf halbem Wege stösst er dabei auf ein homogenes, scholliges, gelblich gefärbtes Gebilde von der Form einer gekreuzten Doppelspindel (Fig. 6). Die Bindegewebsfasern teilen sich, umfassen das Gebilde von allen Seiten und treten jenseits und in unmittelbarer Nähe von ihm mit der rückwärts gerichteten, tiefen EpithelEinstülpung, von welcher oben bei Beschreibung des allgemeinen Verlaufes die Rede war, in Berührung, an deren Wänden sie dann bis zur ebenen Rachenoberfläche aufwärts laufen. Die gelbe Doppelspindel ist so gewissermassen an der Epithelgrube bindegewebig aufgehängt. Ihre homogene, hier und da streifige Substanz enthält ein paar vereinzelte Zellen. Man sieht einen runden oder länglichen Kern, um welchen sich eine grössere Vacuole oder deren mehrere kleinere herumgruppieren, gegen die umgebende homogene Gewebsmasse durch scharfe Konturen abgegrenzt. Von den beiden ventralen Zipfeln der Doppelspindel verlängert sich der cranialwärts gelegene und zieht als schmaler, homogener Streif inmitten der den gleichen Weg laufenden Bindegewebsfasern dicht an der entsprechenden Wand der Epithelgrube entlang, eine kurze Strecke weit nach der Schleimhautoberfläche zu, verliert sich aber bald spurlos in den Fibrillen. Auch in diesem schmalen Streif finden sich Chordazellen, sechs an der Zahl, perlschnurartig in gerader Reihe hintereinander angeordnet, deren runde und eckige Kerne von spärlichem, vielfach kaum noch sichtbarem Protoplasma- und von grösseren und kleinen gegen die Umgebung mit scharfer Kontur abgegrenzten Bläschen umgeben sind. — Eine kurze Strecke weiter nach kopfwärts, dicht unter der Schleimhaut, findet



sich als nächster Bestandteil der Chorda dorsalis ein langausgezogenes, kanalartiges Gebilde, dessen leicht gewellt verlaufende Wänden wiederum von homogener, gelblicher Substanz dargestellt werden. Im Anfangsteil zeigt der Kanal eine hernienartige Ausstülpung nach dem Epithel zu, wobei die aufgeklappten, homogenen Schenkel der oberen Wand die basale Zellschicht des Oberflächenepithels fast berühren. Nur ein aus ein oder zwei Lagen dünner Fibrillen bestehender Bindegewebszug drängt sich dazwischen. — Der im ganzen sehr schmale, aber hier und da durch kleine Ausbuchtungen verbreiterte Innenraum des Kanals enthält eine spärliche Anzahl vereinzelter Zellen, welche meist, der Enge des Platzes entsprechend, der Reihe nach hintereinander gelagert sind, und nur in den Ausbuchtungen lockerer und zwangloser nebeneinander liegen. Die Zellen bestehen aus einem runden oder länglichen Kern und einem ausserordentlich dürrtigen — häufig überhaupt kaum noch wahrnehmbaren — Protoplasmarestchen. An jeder Zelle bemerkt man aber eine oder mehrere Vacuolen, welche sich gegen die Umgebung mit scharfer Kontur abgrenzen und dem ganzen Zellstrang einen blasigen Charakter verleihen. In der herniösen Ausstülpung des Kanals finden sich ebenfalls einige Zellen, welche bis unmittelbar an die Bindegewebsfibrillen herantreten. Auch hier sind die Kerne von Protoplasma fast entblösst, so dass nur stellenweise ein kleiner Protoplasmazipfel noch über die Kernkonturen hinausragt und von einem Vacuolensystem umgeben ist. Diese Vacuolen sind rundlich und gegeneinander begrenzt durch feine, membranartige, scharf konturierte Hüllen, welche vielfach in die zarten Ausläufer des spärlichen Protoplasmas übergehen oder vielmehr aus demselben hervorgehen. — Die nächsten, cranialwärts in kurzen Zwischenräumen auftretenden Chordareste der Rachenhaut präsentieren sich als mehr oder weniger solide, kleinere Gewebsklumpen von homogener Beschaffenheit, rundlicher Form und gelblicher Farbe. Eine äussere besondere Scheidenhülle ist nicht zu finden. Inmitten dieses homogenen Gewebes bemerkt man stellenweise auch wieder Zellen in spärlicher Anzahl, in Gruppen zu zweien und dreien, bei denen wie bei den vorher geschilderten Individuen das Protoplasma ganz oder doch zum allgerössten Teil in Vacuolenbildung aufgegangen ist und nur noch hier und da als sternförmige Auszackung am Kern und als feine membranartige Umhüllung der Vacuolen zu konstatieren ist. — Der letzte Chordaherd in der Rachenhaut dicht an der ventralen Fläche des Os basilare stellt sich dar als ein rundlicher circumskriptter Zellhaufen, der sich von dem umgebenden Bindegewebe schon bei schwacher Vergrösserung durch die dichte, geschlossene Gruppierung, die rundliche Form und das helle, blasige Aussehen seiner Zellen abhebt. Bei starker Vergrösserung bemerkt man, dass dieser scheinbar einheitliche Komplex aus zwei Teilen besteht, einem grösseren cranialwärts gelegenen und einem kleinen,

dicht daranliegenden Teil, der nur durch ein bis zwei schlanke Bindegewebsfibrillen von dem ersteren getrennt ist. Faseriges Bindegewebe, etwas dichter und regelmässiger gelagert als sonst in der Rachenhaut, schliesst die beiden Chordateile ventralwärts ab. Was nun die zellige Zusammensetzung der letzteren anbelangt, so besteht der kleinere caudale Abschnitt aus einem dichten Mosaik grosser Zellen, deren Protoplasma aufgegangen ist in ein Netzwerk von grossen und kleinen Vacuolen, in welchen die Kerne, nackt oder nur mit kleinen Restchen bräunlichen, feingekörnten Protoplasmas, verstreut liegen. — In dem anderen grösseren Teile des Chordakomplexes sind die Zellen zunächst wesentlich lockerer angeordnet. Sie umfassen als doppelter bis dreifacher Kranz eine homogene, gelbliche Scholle, in deren Mitte die Zellen nur spärlich und vereinzelt zu konstatieren sind. Die Zellen, welche die Schollen umfassen, sind im wesentlichen von runder oder ovaler Gestalt, haben nur noch Reste von dichter Protoplasmanasse und zeigen einfache und mehrfache Vacuolenbildung. Die inmitten der Schölle gelegenen Zellen sind mannigfaltiger gestaltet; denn es finden sich neben runden und ovalen Formen auch cylindrische und spindelige Bildungen vor, deren feine zipfelige Ausläufer hier und da miteinander in Verbindung treten. Das Protoplasma ist in diesen Zellen, von einem spärlichen Saum am Zellkern abgesehen, in viele, ganz kleine Bläschen umgewandelt, zwischen denen in vereinzelter Zellen auch grössere Vacuolen auftreten. Die Kerne sind durchweg rundlich und von intensiver blauer Färbung. Die Zellkonturen sind überall scharf und heben sich besonders bei den isoliert in der homogenen Scholle gelegenen Zellen deutlich gegen die Umgebung ab. — Nach aussen ist der Zellkranz fast überall durch eine gemeinsame und feine scharfe Kontur gegen die umgebenden Bindegewebszellen abgegrenzt. Gegen das Os basilare hin laufen beide Teile des letzten Chordakomplexes der Rachenhaut in einen gemeinsamen homogenen Stil aus. Letzterer dringt in die hier dellenartig eingesunkene Knorpelsubstanz hinein und verläuft zunächst eine kurze Strecke in derselben als lumenloser, homogener, schmaler Streif von gelblich-blauer Färbung, dessen Weg kurz vor der Mittellinie des an dieser Stelle verbreiterten Os basilare die zusammenfliessende Knorpelsubstanz unterbricht. Gleich dahinter aber beginnt ein weiter, mit zahlreichen flachen Ausbuchtungen versehener Kanal. — Derselbe verläuft erst eine kurze Strecke cranial- und dorsalwärts, unter stumpfwinkeligem Zurückwenden eine gleichlange Strecke cranial- und ventralwärts und endet unter fast rechtwinkliger Umbiegung mit einem kurzen, ventralwärts gerichteten Haken. Der Kanal zeigt gegen seine Wandungen eine scharfe, stellenweise doppelte Kontur. In seinem Innenraum enthält er eine seinem Zickzackverlauf entsprechend gewundene Zelläule, deren Zellen mosaikartig aneinander gelagert sind und polygonale, rundliche und cylindrische Formen aufweisen.

Es gibt neben kleinen eingeebneten, sehr grosse ausgeprägte Zellbildungen. Die Kerne zeigen ebenfalls eine gewisse, nicht sehr erhebliche Verschiedenheit in der Grösse. Das Protoplasma ist feingekörnt, hier und da fast homogen von blass-gelblicher Farbe. Fast jede Zelle hat in ihrem Innern eine grössere Vacuole oder mehrere kleinere Vacuolen, welche den Kern ringsherum umgeben oder ihn an die Wand verdrängen. Die Zellgrenzen sind scharf. — Zwischen einzelnen Zellgruppen finden sich Spalten und rundliche Lücken, welche von einer tiefblauen, bröckeligen körnigen Masse ganz oder zum Teil angefüllt werden. Dieselbe Masse bemerkt man hier und da auf der Innenwand des Knorpelkanals. —

Fötus X. 6 cm lang.

a) Allgemeiner Verlauf.

Im Epistropheus verliert sich der Chordastrang, der in den Zwischenwirbelscheiben der obersten Halswirbel noch herdweise zu konstatieren war. Unvermittelt und ohne dass man seinen Austritt aus dem Knorpel irgendwo bemerkt, erscheint er dann wieder genau vor der Spitze des Zahnes im Ligament. suspens., macht eine jähe, kurze Umbiegung dorsalwärts, um mit neuer Krümmung geradlinig auf die Hinterfläche des Os occipitale loszugehen. Hier liegt die Chorda der Knorpelhaut dicht auf und läuft so auf dem Rücken des Basilarknorpels entlang bis zum Ende seines 1. Viertels, wo sie dann plötzlich umbiegend in die Knorpelsubstanz sich einbohrt. Sie durchsetzt den Knorpel in leichter S-förmiger Krümmung und erscheint gegen Ende des 2. Viertels an der ventralen Knorpelfläche. Mit entschiedener cranialer Wendung verläuft sie dann geradlinig dicht am Knorpel entlang, nur durch das Perichondrium und eine schmale Bindegewebsbrücke von demselben getrennt, und nimmt alsbald allmählich seine Richtung nach der Rachenoberfläche zu. Auf diesem Wege geht die Kontinuität des Stranges völlig verloren. Es lassen sich nur auf kurze Strecken kleine aber deutliche Reste der Wirbelsäule konstatieren. Dieselben nähern sich der vollkommen gleichmässig und eben ausgebreiteten Rachenschleimhaut mehr und mehr, erreichen jedoch das Epithel nicht, sondern bleiben durch ein schmales Bindegewebsseptum von ihm getrennt. Ungefähr am Anfang des letzten Viertels von der Basilarknorpellänge taucht der Chordastrang unmittelbar vor dem Knorpel wieder auf und bohrt sich fast senkrecht in dessen Substanz hinein. Auch hier tritt die Kontinuirlichkeit ihres Zuges nicht wieder auf. In kurzen Strängen, die stufenförmig bald nach dieser bald nach jener Richtung gegeneinander abgesetzt sind, durchsetzt die Chorda schräg cranialwärts ziehend die Knorpelsubstanz bis auf die dorsale Fläche, wo sie das Perichondrium vom Knorpel abdrängt, ohne dasselbe jedoch zu durchbrechen. —

b) Zellformationen und Zellgruppierungen.

In der Halswirbelsäule bestehen die kurzen intervertebralen Zellstränge der Chorda dorsalis aus mosaikartig dicht aneinander gelagerten polygonalen und rundlichen Zellen, deren Protoplasma feinkörnig, hier und da auch homogen erscheint und von hellen rundlichen Bläschen tropfenartig durchsetzt ist. Die Zellgrenzen sind scharf. Der rundliche Kern ist meist central gelegen und gut gefärbt. An einzelnen Stellen liegen mitten in dem Zellmosaik intensiv blau gefärbte, homogene Schollen. — Die Chordasubstanz verliert mit ihrem Austritt aus dem Proc. odontoides ihren soliden, einheitlichen Gewebsscharakter und löst sich auf in ein lockeres Netz lose zusammenhängender, einzeln und paarweise neben einander gelagerter, verschiedenartigst geformter Zellen. Man findet spindelige, dreieckige, vieleckige Formen mit mehr oder weniger ausgezogenen Zipfeln, Halbmonde, Kugelformen, Cylinder und Birnformen, schlanke und plumpe Gebilde ohne nennbare Gestalt, alles durcheinander. Das Protoplasma der Zellen ist mehr oder weniger scharf begrenzt, meist von homogener, hier und da feingekörnter Beschaffenheit und zeigt ausgesprochene Bildung grösserer und kleinerer Vacuolen in Einzeln und in Mehrzahl. Durch letztere werden dem an sich schon bunten Zellbilde neue Formvarianten der verschiedensten Art hinzugefügt. — Das lockere Zellennetz liegt eingebettet in eine blassblau gefärbte, homogene, stellenweise leicht schollige Zwischensubstanz, in welcher die vorher erwähnten feinen zipfeligen Protoplasmafortsätze unter fadenförmiger Verdünnung sich verlieren. An vereinzelter Zellen finden sich übrigens neben den einzelnen, gewissermassen vollständigen Protoplasmaausläufern eine ganze Reihe von solchen Zellfortsätzen, welche wie Geissehn oder Flimmerhaare den Zelleib rings besetzen. — Während des ganzen Verlaufs der Chorda vom Dens epistrophei bis zu ihrem Eintritt in die Knorpelsubstanz des Os occipitale bleibt das Zellbild das gleiche, nur dass die Zellen cranialwärts allmählich spärlicher werden und ihre Formen einfacher. — Auf diesem ganzen Wege wird der Chordastrang an seiner ventralen Fläche und nach dem Knorpel zu durch eine leicht gewellte, schmale, bandartige homogene Scheide lückenlos abgegrenzt. Nach hinten zu ist die Begrenzung gegen die Fibrillen des Ligament. suspens. nur auf ganz kurze Strecken nachzuweisen; in der Hauptsache liegen hier die protoplasmareichen, meist rundlichen und cylindrischen Chordazellen den schmalen Bindegewebsspindeln des Ligaments dicht an. — Mit dem Eintritt der Chorda in den Basilarknorpel hört zunächst jeder Nachweis von zelligen Elementen auf. Der Verlauf des Strangs ist nur durch einen schmalen, homogenen blau und blassgelb gefärbten Streif angedeutet. Derselbe geht nach seinem Austritt an der ventralen Knorpelfläche über in eine spindelige, blassgelbe homogene Scholle, welche von Bindegewebszellen eng

umschlossen dicht auf dem Perichondrium cranialwärts dahinzieht. In ihrer Substanz liegen ganz wenige einzelne Zellen eingebettet, deren Protoplasma teilweise oder gänzlich in Vacuolenbildung aufgegangen ist. — Nach der cranialen Spitze der Scholle zu treten die Zellen enger aneinander heran; ihr Protoplasma wird etwas dichter, Ausdehnung und Zahl ihrer Vacuolen beschränkter und schliesslich verlieren sie sich völlig in den sie umgebenden Bindegewebsfibrillen. Eine kleine Strecke weiter cranialwärts sieht man in das Bindegewebe eingelagert eine kurze Reihe von länglichen ganz hellen, scharf konturierten Zellen wie in einer Perlschnur hintereinander gereiht. Ihr Protoplasma ist dicht um den länglichen, eckigen, etwas blassen Kern konzentriert. Den übrigen Zelleib nimmt meist eine einzige Vacuole ein. Mit kurzen Zwischenräumen finden sich dann noch mehrere solcher Zellreihen; diese sind aber alle kürzer wie die erste. Die letzte derselben ist in ein Bindegewebsband eingelagert, dessen Fibrillen sich durch besondere Derbheit auszeichnen. — In dem ventralen Verlauf lassen sich dann noch dicht unter der Schleimhaut eine kleine spindelige und eine grössere rechteckige Scholle konstatieren, welche nur kümmerliche Zellindividuen enthalten; dieselben bestehen eigentlich nur aus je einem kleinen gezackten, stark gefärbten Kerngebilde, welches von einem engen hellen Hof umgeben ist. — Ein kurzer kontinuierlicher Zellstrang bildet den nächsten nachweisbaren Herd von Chordasubstanz. Derselbe liegt dicht vor dem verbreiterten cranialen Ende des Os basilare. Der Strang besteht aus dicht nebeneinander gelagerten Zellen, deren Grenzen unscharf und deren Formen deswegen nicht genau zu bestimmen sind. Man kann aber deutlich konstatieren, dass das Protoplasma dieser Zellgebilde von kleinen rundlichen Vacuolen durchsetzt ist. Die Kerne sind gut gefärbt, länglich, eckig und rundlich. Unmittelbar vor dem Knorpel liegen die Zellen etwas lockerer in eine blassblaue, homogene Grundsubstanz eingebettet. Die Zellgrenzen werden hier deutlicher. Die Zellformen sind rundlich, eckig oder spindelig. Hier findet sich auch eine leichte Andeutung von schmaler homogener Scheide, welche die Zellen dicht vor dem Knorpel einhüllt, und sich als schmaler Streif ohne jede zelligen Bestandteile in die an dieser Stelle etwas eingekerbte Knorpelsubstanz verliert. — In dem Knorpel finden sich schmale Zellbänder von gewundenem Verlauf in weiten, zum Teil noch ausgebuchteten Knorpelkanälen, vielfach ohne direkten Zusammenhang miteinander. Die Zellen zeigen scharfe Konturen, polygonale, längliche und rundliche Formen und sind dicht aneinander gelagert. Das Protoplasma umgibt den Kern in breiter, gelblicher Masse, ist von fast homogener Beschaffenheit und lässt reichliche helle Zonen in Tropfenform und Vacuolenbildung erkennen. — Aus dem Knorpel heraus tritt der Chordazellstrang in Form einer plumpen Keule. Die Zellen derselben zeigen im wesentlichen rundliche Gestalt und haben ein von

vielen kleinen Vacuolen durchsetztes Protoplasma mit runden und länglichen Kernen. Zwischen ihnen findet sich eine unregelmässig verteilte, schollige oder bandartig angeordnete bläuliche Zwischensubstanz. Eine besondere scheidenartige Abgrenzung nach aussen fehlt an diesem Endausläufer der Chorda dorsalis gänzlich.

Fötus XI. 6 cm lang.

a) Allgemeiner Verlauf.

Die Wirbelsäule steigt die Halswirbelsäule empor in leicht geschlängelter, kontinuierlich nachweisbarem Zuge und tritt an der Spitze des Proc. odontoides aus dem 2. Halswirbel heraus. Nach kurzem Verlauf im Ligament. suspens. wühlt sie sich in den Knorpel des Os basilare ein, etwa dem 1. Zwölftel von dessen Gesamtlänge entsprechend, also unmittelbar hinter der dorsalen Gelenkwölbung. Anfangs verläuft die Chorda dicht unter der Rückenfläche des Knorpels dahin; erst am Ende des 1. Sechstels dringt sie mit kurzem Bogen tiefer in die Substanz, durchquert dieselbe und kommt in der Mitte des 2. Sechstels an der ventralen Fläche zum Vorschein. — Hier in der Rachenhaut lässt sie sich weiter ohne Unterbrechung verfolgen, wie sie sich zunächst von dem Knorpel etwas entfernt und sich in schräger Richtung cranialwärts verlaufend der Rachenoberfläche nähert. Obwohl das Epithel in flachem Bogen dem Knorpel nahe kommt und die Rachenhaut sich dementsprechend stark verdünnt, kommt es zu keiner Berührung zwischen Epithel und Chordaelementen. Der Scheitel des flachen Chordabogens in der Rachenhaut liegt etwa in der Mitte zwischen ventraler Knorpelfläche und Epithel. Der letzte Teil der ventralen Chorda zeigt keinen kontinuierlichen Zug, sondern besteht aus kleinen Gruppen. Dieselben nähern sich allmählich wieder dem Grundknorpel und dringen an zwei dicht beieinander liegenden Stellen in denselben ein, ungefähr dem 6. Achtel der Grundknorpellänge entsprechend. Von hier ab lässt sich die Chorda wieder kontinuierlich verfolgen, quer durch den Endteil des Os basilare und schräge cranialwärts ziehend, bis sie unter dem Perichondrium der dorsalen Knorpelfläche wieder zum Vorschein kommt. —

b) Zellformationen und Zellgruppierungen.

Ein fast kontinuierlicher Kanal nimmt die Chorda in der Halswirbelsäule auf. In den Wirbelkörpern ist derselbe kapillär verengt, in den Zwischenwirbelscheiben zu rundlichen Hohlräumen erweitert. Die umgebende Substanz der Knorpelkörper und der Wirbelscheiben schliesst sich gegen den Kanal durch ziemlich gleichmässige, nicht sehr scharfe Kontur ab. Der Chordastrang bildet in den Kanal-

erweiterungen rundliche und eckige Zellkomplexe, welche unter zunehmender spindelförmiger Verjüngung in die allmählich entstehenden kapillären Verengerungen des Kanals Fortsätze hineinsenden. Letztere nähern sich in dem Wirbelkörper einander wohl mehr oder weniger, berühren sich jedoch nicht. Der Zusammenhang wird stets nur durch einzeln in der Kapillare gelegene schattenhafte Zellgebilde hergestellt. — Die Zellen der in den Knorpelhohlräumen gelegenen Komplexe bilden ein dicht gefügtes Mosaik, welches nur an einzelnen Stellen durch Spalten und Löcher unterbrochen wird. Die Einzelindividuen zeigen helles Aussehen und runde, polygonale, ovale und cylindrische Formen, welche sich scharf gegeneinander abgrenzen (Fig. 7a). Bei starker Vergrößerung sieht man, dass sich die meisten Zellen als scharf konturierte Vacuolen darstellen, in welchen der rundliche, stark gefärbte Kern, von schmalen gelblichem Protoplasmasaum umgeben, central oder excentrisch gelegen ist. Dazwischen befinden sich einzelne Zellen, wo der protoplasmasaum umgebte Kern von mehreren kleinen Vacuolen umgeben ist. Kleine und kleinste Vacuolen verschiedenster Form drängen sich zwischen die Zellen und bilden gewissermassen eine spongiöse protoplasmatische Zwischensubstanz. In den strangartigen Verjüngungen der Komplexe sind die Zellen im allgemeinen kompakter. Der runde Kern ist von einem breiten, dichten, gelblich gefärbten Protoplasmahof umgeben und excentrisch oder an der äussersten Zellperipherie liegen die Vacuolen grösser in Einzahl, in Mehrzahl sehr klein (Fig. 7b). — Das nachweisbare Zellprotoplasma ist feingekörnt, vielfach auch völlig homogen. — Rund herum um die Chordazellen und an der Innenfläche der Kanalkonturen sieht man eine zarte durchsichtige, blassblau gefärbte, homogene oder faserige Masse in Schollen und Streifen. Die Masse zieht sich in die Kanalverengerungen hinein und füllt sie unter zunehmender Verdichtung völlig aus. In ihr eingebettet liegen central schattenhafte gelbliche Bröckel mit tiefblauen kleinen Kernresten, und dazwischen rundliche und längliche, aus kleinsten Bläschen zusammengesetzte wolkige Gebilde. — Nur vereinzelt finden sich hier Zellindividuen mit zwar etwas unbestimmten und verwachsenen, aber eben noch leidlich erkennbaren Konturen von langgezogener spindelförmiger Form. — Im 2. Halswirbel zeigt der Kanal ein kontinuierliches schmales Lumen, welches an den Seitenwänden durch blassblaue, homogene Auflagerungen noch etwas eingeengt wird. Central verläuft darin ein dünner Zellstrang, der auf seinem Wege einige leichte Anschwellungen aufweist. Die Zellen, die ihn zusammensetzen, liegen zum Teil dicht, wie aufeinander geschoben. Die Einzelindividuen erscheinen dementsprechend teilweise wie gekantet und abgeplattet und haben einen intensiv blauschwarz gefärbten, stäbchenförmigen Kern. Andere Zellen liegen dazwischen breit und gross, polygonal und cylindrisch mit grossem rundlichem, etwas blasserem Kern. Das Protoplasma ist überall dicht um den

Kern herumgruppiert. Hier und da bildet es auf einer Seite einen breiten Kamm oder einen länglichen schweifartigen Fortsatz. Bei allen Zellen durchweg aber zeigt das Protoplasma auch hier Vacuolenbildung in den mehrfach erwähnten Variationen. Bei den gekanteten, abgeplatteten Zellen sind die Vacuolen lang ausgezogen, bei den grossen und breiten Zellformen kreisrund und oval (Fig. 8a).

An einzelnen Stellen sind die Zellen besonders dicht aneinander gelagert; sie liegen hier zwiebelschalenartig hintereinander. Hier sind die Zellgrenzen verschwommen und das gelbliche, teils feingekörnte, teils feinfaserige Protoplasma liegt ohne Vacuolenbildung ziemlich gleichmässig zwischen den stäbchen- und sichelförmigen Kernen ausgebreitet (Fig. 8b). — Das Endstück des Chordakanals im Processus odontoides zeigt die Form eines gekrümmten Türken-sübels mit verbreitertem Ende. Letzteres ist völlig leer von Zellen, lediglich gefüllt mit einer homogenen, blassblauen Masse. Der Kanal geht im Ligament. suspens. über in einen weiten, buchtigen Hohlraum. Derselbe legt sich zunächst sackartig rückwärts um die hintere Kante des Zahnfortsatzes herum und schlägt sich dann in ziemlich gerader Richtung durch das Bindegewebe des Ligaments hinüber zum Os basilare. Dabei ist der Hohlraum eingegrenzt durch eine in geschwungenen Linien verlaufende, gelblich-blaue homogene Scheide, welche direkt aus der das Endstück des Knorpelkanals im Zahnfortsatz ausfüllenden homogenen Masse hervorgeht. An der ventralen Fläche ist diese Scheide bandartig und breiter als an der dorsalen Fläche, wo sie sich nur als feine zarte Kontur darstellt. Sie bildet übrigens im ganzen, wie aus der Verfolgung der Schnittserien sich ergibt, keine ganz kontinuierliche Abgrenzung. Sowohl nach der ventralen Seite, als auch dorsalwärts finden sich grössere und kleinere Lücken darin, wo dann die Fibrillen des umgebenden Bindegewebes an die in dem Hohlraum enthaltenen zelligen Chordaelemente mehr oder weniger nahe herantreten. Was letztere nun anbelangt, so bilden sie unmittelbar an der Ausmündungsstelle des knorpeligen Chordakanals in der sackartigen Ausbuchtung nach hinten einen grossen Zellhaufen von etwa dreieckiger Gestalt auf dem Querschnitt. Die Zellen sind hier mosaikartig, dicht aneinander gelagert. Die einzelnen Individuen zeigen deutlich erkennbare Grenzen, polygonale, rundliche und längliche Formen. Das Protoplasma ist bei den meisten Zellen aufgegangen in viele grössere und kleinere Vacuolen, wodurch das Aussehen des ganzen Zellverbandes einen schwammigen Charakter erhält. Bei einzelnen Zellen findet sich um den Kern herum ein Hof dichten, feingekörnten, gelblichen Protoplasmas. Die Kerne sind gross, nicht sehr intensiv blau gefärbt, meist von rundlicher oder ovaler Gestalt und zeigen feine maschige Struktur. Die Ausdehnung dieses Zellhaufens bleibt auf den erweiterten Anfangsteil des häutigen Chordakanals beschränkt. Einer Einschnürung des letzteren entsprechend spitzt sich der Chorda-

zellkomplex dreieckig zu und hört dann auf. In dieser Spitze des Zelldreiecks haben die Einzelindividuen langausgezogene Spindelformen; ihr Protoplasma umgibt den länglich ovalen Kern in dichter Masse und zeigt keine Vacuolenbildung. — Im weiteren Verlaufe des Chordastrangs durch das Ligament. suspens. finden sich seine Zellen nur mehr in kleineren, lockeren Gruppen zusammen oder vereinzelt zu zweien und dreien hinter- und nebeneinander. Die Formen werden besonders im letzteren Falle sehr bunt und mannigfaltig, bedingt durch ausserordentlich verschiedene Anordnung von grösseren, kleineren und ganz kleinen Vacuolen und Vacuölehen im Protoplasma, welch letzteres auch seinerseits durch Ausläufer und Fortsätze verschiedenster Länge und Dicke zur Mannigfaltigkeit der Formen beiträgt. Da gibt es denn neben rundlichen, plumpen Zellgebilden schlanke Cylinder- und Spindelformen, und dazwischen verstreut Sichel- und Sternzellen, dreieckige und vieleckige Gebilde. — Zwischen den Zellen liegt hier im Chordakanal eine durchsichtige, homogene, blassblaue Masse. Dieselbe erhält an einzelnen Stellen durch kleine Spalten und Löcher einerseits und streifige Verdichtungen andererseits ein scholliges und gefenstertes Aussehen. Stellenweise geht diese Substanz ohne sichtbare Grenze in das dichte, homogene Scheidenband über. Mit der Annäherung an das Os basilare verbreitert sich der Chordakanal noch einmal bauchig und drängt sich dann in die Knorpelsubstanz hinein. Dadurch entsteht ein Knorpelwulst, der den Chordastrang dorsal- und ventralwärts umgibt. Unmittelbar vor dem hinteren Knorpelwulst bemerkt man, der dünnen, zarten, dorsalen Chordascheide von aussen kappenartig aufsitzend, einen länglichen Komplex von Chordazellen. Die Zellen liegen hier, von Bindegewebsfibrillen auf drei Seiten eingeschlossen, in kurzen Strängen und heben sich durch ihre eckigen und rundlichen Kerne und durch ihr von Vacuolen durchsetztes Protoplasma von den Bindegewebszellen deutlich ab. Die den eben erwähnten Zellkomplex nach dem Innenraum des Chordakanals zu abschliessende dünne Scheide zeigt übrigens eine kleine Lücke, durch welche drei nebeneinander im Innern gelegene spindelige Zellen mit dem aussen gelegenen Zellhaufen in direkte Berührung treten. — Beim Weiterverlauf in der Knorpelsubstanz des Basilarknorpels verengert sich der Chordakanal sehr stark. Anfangs ist er hier fast frei von zelligen Elementen, dann aber enthält er, dicht unter einer dorsalen schmalen Knorpelspange, der Aussenfläche fast parallel dahinlaufend einen langen, kontinuierlichen Strang von Chordazellen. Dieselben sind ziemlich regelmässig in zwei Reihen angeordnet. — Mit der bogenförmigen Umbiegung zum Querverlauf durch die Knorpelsubstanz erweitert sich der Chordakanal noch einmal kolbenförmig. Der in seinem Innern enthaltene Zellstrang nimmt dementsprechend an Dicke und Zellreichtum zu, indem sich die bisherigen zwei Zellreihen verdoppeln, streckenweise auseinander gehen und durch schmale proto-

plasmatische Zwischenäste miteinander wieder in Verbindung treten (Fig. 9). Die Zellen zeigen im allgemeinen ziemlich regelmässige Gestalt und Anordnung. Jede besitzt eine grössere Vacuole im Protoplasma, welche den Kern polwärts verdrängt, so dass dicht vor oder hinter einem Kern immer eine Vacuole zu liegen kommt. Auf diese Weise erhalten die Zellreihen ein segmentiertes Aussehen.

Diese regelmässige Anordnung geht mit der Dickenzunahme des Stranges und mit den erwähnten Verzweigungen seiner Reihen verloren. Die Zellen liegen da unregelmässig neben- oder hintereinander und bilden dichte, zum Teil klumpige Verbände. Auf mehrere Zellen mit grossen Vacuolen, welche den Protoplasmaleib bald in der Längsachse des Strangs, bald nach seitwärts zu aufblähen, folgen mehrere Individuen mit dichtem Protoplasma oder mit nur durch rundliche hellere Zonen angedeuteter Vacuolenbildung. Die Kerne, die vorher gleichmässig gross und rundlich erschienen, sind hier teils unförmlich gross, teils punktförmig klein oder von gewöhnlicher Mittelgrösse. Auch die Form und Färbung der Kerne ist sehr verschieden, indem stäbchenförmige fast strichschmale mit runden und blass gefärbte mit beinahe blauschwarzen Kernen abwechseln. Ringsherum um den Chordastrang, zwischen Zellreihen und der Knorpelwand des Kanals, breitet sich in unregelmässiger Dichte und Verteilung eine blass-bläuliche Masse aus, in welcher vereinzelt noch spärliche, schattenhaft begrenzte, strichförmige oder zusammengerollte, körnige Protoplasmagebilde von gelblicher Farbe liegen. Die Kerne darin sind schmal und lang, quer oder gerade zur Längsachse des Strangs gestellt. — Der letzte Teil des Chordaquerverlaufs ist nach schneller Zuspitzung des Kanals lumenlos und nur durch tiefblaue homogene Streifen in der Knorpelsubstanz markiert. Durch einen homogenen, aber gelblichen Streif angedeutet ist auch die Austrittsstelle der Chorda an der ventralen Fläche des Os basilare. Indem dieser Streif stumpfwinkelig cranialwärts umbiegt, verwandelt er sich alsbald wieder in einen Kanal und lässt zu dessen Einscheidung aus seinen Randpartien zwei zarte homogene Grenzlinien hervorgehen, welche anfangs buchtig auseinander weichen, sich dann aber bald wieder nähern und schliesslich parallel verlaufen. Zwischen diesen Linien liegen nun die zelligen Chordaelemente. Sie sind anfänglich zu einem einzigen Strang vereinigt, in dem zwei bis drei Individuen nebeneinander liegen, bald aber gehen daraus zwei parallel verlaufende, nur durch einen schmalen Spalt voneinander getrennte einfache Zellreihen hervor (s. Fig. 10a). Die Zellen liegen zum Teil der Innenfläche der homogenen Scheide dicht an, so dass hier von derselben nur noch die einheitliche scharfe Kontur am äusseren Zellrande zu erkennen ist. Im übrigen sind die Zellen von länglich-ovaler Form dicht hintereinander aufgereiht. Das Protoplasma ist blassgelb, homogen und feingekörnt und stets um den Kern herumgruppiert. Fast in jeder Zelle konstatiert man die Bildung von

Vacuolen verschiedener Grösse, Zahl und Lokalisation. Die Kerne sind gross, rundlich und gut gefärbt (Fig. 10b). Zwischen den Zellen bemerkt man eine spärliche, in länglichen Schollen und Streifen angeordnete homogene Masse. Dieselbe nimmt allmählich zu an Menge und Dichtigkeit und bewirkt dadurch im Weiterverlauf des Strangs ein Verschmelzen der bis dahin getrennten Zellreihen. Auch hört allmählich die reihenmässige Anordnung der Zellen auf. Dieselben liegen bald völlig regellos in kleinen willkürlichen Gruppen oder in dichtem Beieinander, und zwischen ihnen breitet sich gleichmässig die schollige, homogene gelbliche Masse aus. Hier beginnt nun plötzlich eine sehr starke Volumenzunahme des Chordastrangs, ungefähr um das Dreifache seiner bisherigen Dicke. Man bemerkt jedoch schon bei schwacher Vergrösserung, dass der eben beschriebene Zellzug als Hauptstrang unter leichter Annäherung an den Knorpel in gleicher Stärke wie bisher seinen Weg cranialwärts fortsetzt, dass sich aber nach der Rachenoberfläche zu zwei grössere, für sich und in sich abgegrenzte Zellgruppen dicht anlagern. Bei beiden überwiegt eine Grundsubstanz von gelblicher Farbe und homogener Beschaffenheit. Darin sind die Zellen eingelagert, zu kurzen Strängen und kleinen Häufchen angeordnet. Die dem kontinuierlichen Chordastrang zunächst gelegene Zellgruppe ist die grössere. Bei beiden Gruppen hängt die homogene Zwischensubstanz, welche die Zellen als Hof von länglicher, ovaler und spindelförmiger Form umgibt, mit einem dünnen scharf konturierten Strang zusammen, der aus der homogenen, äusseren Scheidenkontur des Hauptstrangs sich abzweigt. — Unterdessen hat der letztere seinen Weg in geringer Entfernung von der ventralen Fläche des Os basilare cranialwärts fortgesetzt unter steter Annäherung an das hier flach eingebuchtete Epithel der Rachenoberfläche. Er tritt aber mit demselben nirgend in Berührung, sondern zieht in kurzem Abstand an dem tiefsten Punkt des flachen Epithelbogens vorbei und endet bald darauf mitten im Bindegewebe der Rachenhaut. Die homogene Scheide, welche anfangs als zarte Kontur die Zellen eingrenzte, hat sukzessive an Dicke zugenommen und schliesst den ganzen bisherigen, kontinuierlichen Zellzug ab mit einer langausgezogenen homogenen Endplatte. Die Chordazellen, welche den Raum zwischen den homogenen Scheidenbändern dicht anfüllten, finden sich in dieser Endplatte nur mehr vereinzelt. Übrigens zeigt ihr morphologisches Verhalten im ganzen letzten Teil des Hauptstranges, sowohl wie in den beiden ihm angelagerten Sondergruppen von der bisherigen Beschreibung insofern eine wesentliche Abweichung, als die Bildung von einzelnen grösseren Vacuolen mehr und mehr in den Hintergrund tritt und das Protoplasma bei den meisten Zellen durchsetzt wird von mehreren kleinen und kleinsten Bläschen, welche sowohl am Rande der Zelle als auch in der Nähe des Kerns sich finden und eine fast völlige Aufteilung des Protoplasmas bedingen. — Nachdem nun also

der Chordastrang in der bindegewebigen Rachenhaut, etwa mitten zwischen Epithel und Knorpelfläche sein Ende erreicht hat, findet man zunächst nichts weiter mehr von zusammenhängenden Chordabestandteilen. Nur hier und da zwischen den dicht gelagerten, geschlängelten Bindegewebsfibrillen bemerkt man vereinzelte längliche Zellen, deren runder blasser Kern von einer der Zellform entsprechenden Vacuole, wie von einem hellen Hof umgeben ist, und die wohl als isolierte Chordazellen anzusprechen sind. Eine kurze Strecke weiter cranialwärts jedoch zeigt sich die Chorda dorsalis von neuem und zwar bereits wieder ganz in der Nähe des Basilarknorpels. Sie präsentiert sich hier in Form zweier kolbiger, homogener Gebilde, welche in ganz geringer Entfernung hintereinander liegen und mit ihren Stilen in ziemlich gleich spitzem Winkel in die Knorpelsubstanz eindringen (Fig. 11). In diesen homogenen Kolbengebilden liegen vacuolisierte Chordazellen eingelagert ziemlich dicht im Kolbenkopf und vereinzelt im Kolbenhals, während der Stil rein homogen und frei von zelligen Bestandteilen ist. Gegen das umgebende Bindegewebe sind nur Hals und Stil durch eine scharfe Kontur abgegrenzt. Die in dem Kopfteil beider Kolben befindlichen Zellen liegen ohne Hülle in dichter Nachbarschaft mit den umdrängenden Bindegewebsfibrillen.

Die einzelnen Zellen sind hier scharf gegen ihre homogene Grundsubstanz begrenzt. Die Vacuolen treten meist in der Mehrzahl auf, so dass von Protoplasma nur wenig konstatiert werden kann. Die Zellformen sind polygonal und cylindrisch gestreckt. Zwischen den Zellen liegen stellenweise gelbliche Bröckel ohne Kern und ohne nennbare Form verstreut. Im weiteren Verlauf der Chorda dorsalis durch den Endteil des Os basilare sind nur kurze, teils gerade, teils leicht gewundene Stränge zu finden, welche im Zickzack hierhin und dorthin ziehen, im ganzen jedoch cranial- und dorsalwärts ihren Weg nehmen. Sie liegen dabei in schmalen, länglichen Knorpelhohlräumen, welche in ihrer Form den Windungen des Zellstrangs genau entsprechen. Die Knorpelwände zeigen nur eine feine, unregelmässig gezogene Innenkontur. Zwischen ihnen im Kanal befindet sich nichts ausser den zelligen Chordaelementen. — Die Zellen selbst sind mit scharfen Grenzlinien dicht aneinander gelagert; ohne homogene Zwischen- oder Kittsubstanz. Die Chordastränge zeigen verschiedene Breite; hier finden sich bis zu vier Zellen nebeneinander, dort bilden unter allmählicher Verdünnung des Stranges nur Einzelheiten, hintereinander aufgereiht, seine Fortsetzung. Die Zellformen sind in der Hauptsache polygonal und cylindrisch, zwischen hinein bemerkt man spindelige und dreieckige Zellgebilde. Die Vacuolen sind in den meisten Zellen gross und in der Einzahl zu konstatieren; in manchen Zellen jedoch finden sie sich auch wieder in mehreren kleineren Exemplaren rings um den Kern gruppiert (Fig. 12). — Das letzte Ende des Chordastrangs rollt sich vor der dorsalen Fläche des Os basilare in ausgesprochenem

Zickzack auf und durchbohrt schliesslich mit einreihigem Zellzug die letzte Knorpelspange, um in das dorsale Perichondrium zu gelangen (Fig. 13). Hier verbreitert sich der Zellstrang zu einer kolbigen Endplatte, deren äusserste Zellgruppe mitten zwischen den Fibrillen des perichondralen Bindegewebes gelegen ist. Eine homogene oder zellige Scheide findet sich dabei im allgemeinen nicht; nur dass unmittelbar beim Austritt aus dem Knorpel auf kurze Strecke ein schmales homogenes Band bemerkt wird. Eine homogene Zwischensubstanz fehlt hier ebenfalls. — Die Zellen sind teils dicht gelagert, etwas abgeplattet und dementsprechend von cylindrischer und spindelförmiger Form, oder sie sind, was besonders von der äussersten, zwischen den Bindegewebszellen gelegenen Zellgruppe gilt, locker angeordnet und von mehr rundlicher Gestalt. Die Kerne sind gross, rund oder länglich-oval. Das Protoplasma ist hier reichlicher vorhanden und umgibt die Kerne mit breitem Mantel oder deutlich erkennbarem Saum. Meist ist es feingekörnt; es zeigt sich aber bei den enger gelagerten Zellen von ausgesprochen faseriger Beschaffenheit. Vacuolen sind fast in jeder Zelle zu finden, meistens zu mehreren in der Peripherie und dicht am Kern (Fig. 14a und 14b).

Fötus XII. 7 cm lang.

a) Allgemeiner Verlauf.

In leichten Windungen steigt die Chorda dorsalis in der Halswirbelsäule aufwärts. Ihr Verlauf lässt sich auch in den Wirbelkörpern ohne Unterbrechung nachweisen. Genau an der Spitze des Zahnfortsatzes verlässt sie den 2. Halswirbel, legt sich rückwärts biegend auf die verlängerte hintere Knorpellippe der mundartig erweiterten Austrittsöffnung und tritt mit stumpfwinkliger Knickung in das Ligament. suspens. hinein. Hier beschreibt die Chorda einen alhnähnlichen, ventralwärts offenen Bogen und gelangt so auf den Rücken des Os basilare, wosie alsbald dem Perichondrium dicht aufliegt. Zwischen dem 1. und 2. Siebentel des Grundknorpels tritt sie in die Knorpelsubstanz desselben hinein. In sanfter Bogenrichtung deutet sich ihr Weiterverlauf durch den Knorpel an, und am Ende des 2. Siebentels trifft sie nach S-förmiger Krümmung auf die ventrale Fläche des Os basilare. — Der kontinuierliche Nachweis hört hier auf. — In der Rachenhaut bemerkt man dann noch ein paar Reste von Chordasubstanz, von denen der erste dicht unterhalb einer tiefen, rückwärts gerichteten Epithelgrube sich befindet, und deren letzter eine kurze Strecke weiter cranialwärts unter der Oberfläche, dicht unter dem Epithel, gelegen ist. Ein Wiedereintritt in den Grundknorpel und ein Endverlauf in demselben wird nicht konstatiert.

b) Zellformationen und Zellgruppierungen.

Die Chorda zeigt in den Wirbelkörpern der Halswirbelsäule nur angedeuteten, durch einen gelb-blauen homogenen Streif markierten Verlauf. In den Knorpelpartien, welche den späteren Zwischenwirbelscheiben entsprechen, finden sich stets unregelmässige, längliche, an beiden Enden zugespitzte Hohlräume, welche durch die homogenen Streifen in den Wirbelkörpern zusammenhängend verbunden werden. Gegen die umgebende Knorpelsubstanz sind diese Hohlräume durch eine dicke, stärker blau gefärbte Kontur abgegrenzt. Ihr Innenraum enthält die zelligen Elemente, welche auf den Schnitten teils in länglichen, teils in breiten, eckigen Haufen zusammen gelagert sind. — Bei schwacher Vergrösserung bemerkt man, dass das gelbliche Zellprotoplasma eine leicht faserige Beschaffenheit zeigt und dass die Grenzen der einzelnen Zellindividuen nicht sehr deutlich hervortreten. Die Zellen sind nicht überall dicht aneinander gelagert, sondern sie zeigen zwischen sich verschieden grosse und unregelmässig geformte Spalten und Löcher. Dieselben sind durchzogen und am Rande eingerahmt von tiefblauen homogenen Bälkchen und Fasern. Tiefblaue Bälkchen und Schollen umlagern die Zellkomplexe auch von aussen und durchziehen, vielfach miteinander verzweigt, den gemeinsamen Innenraum des Chordakanals. — Bei starker Vergrösserung treten die Zellgrenzen und die feinfaserige Struktur des Zellprotoplasmas deutlich in Erscheinung. Letztere beschränkt sich jedoch nur auf die Zellperipherie; central, in der nahen Umgebung des Kerns ist das Protoplasma mehr homogen und gekörnt. Die Zellen zeigen in der Hauptsache längliche, cylindrische und spindelige Gestalt; auch rundliche Formen sind, wenn auch seltener, vertreten. Viele Zellen lassen in der gefaserten Peripherie und auch dicht am Kern in der Zellmitte grössere und kleinere Vacuolen erkennen. Häufig gehen faserige Zellausläufer von der einen Zelle schleifenförmig zur anderen, eine kleine Vacuole umfassend. — Die Kerne sind gut gefärbt, von ovaler Form und gleichmässiger Grösse. — Im Zahn des Epistropheus zeigt sich die Chorda als kontinuierlicher, schmaler, homogener Streif, dessen Mitte blassgelb von blassblauen Rändern eingefasst ist. An der Zahnspitze tritt der Chordastreif aus der Knorpelsubstanz frei heraus und in das Gewebe des Ligament. suspens. hinein. Indem er sich rückwärts schlägt, verbreitert er sich allmählich; die blaue Farbe tritt mehr und mehr in den Vordergrund, und schliesslich löst er sich als breites blaues, homogenes Band vom Knorpel los. Im Bindegewebe des Ligament. suspens. grenzt sich die homogene Chordasubstanz unter Verdichtung ihrer Randpartien mit feiner scharfer Kontur gegen die Fibrillen ab. Eine zellige Aussenhülle lässt sich nicht nachweisen. — Mit dem Austritt aus dem Knorpel ist die homogene Chordasubstanz fast völlig ohne Zellgehalt. Nur hier und da finden sich einzelne verstreute spindelige Zellen mit ovalem Kern und

gelblichem, verwaschenem Protoplasma. Mit zunehmender Verbreiterung der homogenen Masse nimmt auch die Zahl der Zellen zu. Dieselben durchziehen in kurzen Strängen und Reihen und in kleinen Gruppen zu zweien und dreien die blaue Substanz. Die einzelnen Zellen zeigen mannigfaltige rundliche und längliche Formen, von kreisrundem, kugeligem Gebilde bis zu lang und schlank ausgezogenen Zellspindeln. Die Zellgrenzen sind überall gut erkennbar. Das Protoplasma ist intensiv gelb gefärbt, von fein gekörnter und homogener Beschaffenheit. Es umgibt den Kern meist mit einem schmalen, dichten Saum, während der übrige Zellkörper in der Regel von Vacuolen in Einzahl und in Mehrzahl durchsetzt wird. Wo dies nicht der Fall ist, da findet sich die Vacuolenbildung angedeutet in Form von kleinen, rundlichen hellen Tropfen, die ohne scharfe Abgrenzung im Zellprotoplasma verstreut liegen. — An einzelnen Stellen ist der ganze Zelleib in Vacuolenbildung aufgegangen. Die Kerne sind rundlich, oval oder ganz stäbchenförmig, in ihrer Form stets der betreffenden Zelle angepasst und intensiv blau gefärbt. Überall wo die zelligen Chordaelemente die blaue Zwischensubstanz durchsetzen, tritt die letztere etwas zurück und lässt mehr oder weniger breite Spalten und halbkugelige Hohlräume frei, indem sie sich am Rande zu kapselartigen Konturen verdichtet. Dunklere Linien, Risse und Spalten durchsetzen die Zwischensubstanz überall, so dass dadurch vielfach ein scholliger, streifiger Eindruck entsteht. — Ungefähr in der Mitte des Ligament. suspens. geht ein kurzer Zapfen des Chordastrangs ventralwärts in das zwischen Dens und Os basilare gelegene Bindegewebe hinein. An dieser Stelle hört die zarte Grenzkontur der homogenen Substanz völlig auf, und die an der Spitze des Zapfens dicht gelagerten Chordazellen treten so unmittelbar in Berührung mit den Zellen des umschliessenden Bindegewebsnetzes. — Auf dem Rücken des Os basilare angelangt, nimmt die Breite des Chordastranges ganz plötzlich wieder ab. Die in kleinen Gruppen angeordneten Zellen rücken dichter zusammen. Die blaue Zwischensubstanz zieht zwischen ihnen in dünnen netzartigen Balken kreuz und quer und umgibt sie von aussen als einheitliche, schmale homogene Scheide. Allmählich werden die Zellen noch spärlicher, und schliesslich tritt nur noch ein gelblicher, nicht sehr breiter homogener Streif mit zackigen Rändern in die Knorpelsubstanz des Os occipitale hinein und geht durch dieselbe hindurch ohne jede zellige Beimengungen. — Auch dort wo der Chordastreif auf der ventralen Fläche des Os basilare zum Vorschein kommt, bleibt zunächst jeder Nachweis von Chordaelementen aus. Doch nimmt hier ein dünnes, aus geschlängelten, einander parallel verlaufenden zarten Fibrillen zusammengesetztes Bindegewebsbündel seinen Ursprung. Dasselbe verläuft steil cranialwärts, anfangs dicht am Knorpel in die Höhe ziehend und nur ganz allmählich sich von ihm entfernend, bis es etwa über dem Anfang des 2. Drittels von der gesamten Grund-

knörpellänge auf das Epithel trifft, das sich hier in Form einer ca. 1 mm tiefen Grube in die Rachenhaut caudalwärts eingestülpt hat. Um die Epithelgrube fasn sich die Fibrillen rings herum auf. Im letzten Ende des Bindegewebszuges findet sich zwischen seinen Fasern ein dünnes, homogenes Band von gelber Farbe, in welchem ein paar Zellen liegen, reihenweise hintereinander angeordnet. Diese Zellen sind vor den umliegenden Bindegewebsfasern ausgezeichnet durch blasse rundliche Kerne, und dadurch, dass dieselben statt des Protoplasmas je eine längliche, seitliche zusammengedrückte Vacuole umgibt. Unmittelbar bevor die Bindegewebsfibrillen sich vor der Epithelgrube auffasern, umfassen sie übrigens noch ein kleines blassgelbes homogenes Gebilde von ovaler Form. In demselben bemerkt man neben feinen spärlichen Fasern ein System von kleinen, schmalen, hintereinander gelegenen Vacuolen, welche durch dünne aber deutlich erkennbare Septen gegeneinander und gegen die Umgebung abgegrenzt werden. In jeder Vacuole findet sich ein rundlicher, stark gefärbter Kern. — Die ganze homogene Scholle grenzt sich nicht sehr scharf von dem umgebenden Bindegewebe ab, sondern geht allmählich in die Faserung desselben über. Weiter cranialwärts bemerkt man dann noch zwei weitere homogene Schollen von gelber Farbe, welche dicht unter dem ebenen Oberflächenepithel liegen, nur etwa durch zwei Bindegewebsfibrillen von demselben getrennt und ohne besondere Grenzlinien in das zarte submuköse Gewebe eingebettet. In den Schollen finden sich vereinzelt Zellen, deren Kerne, fast nackt, von hellem, bläschenförmigem Hof umgeben sind. Wo ein kleiner Rest von Protoplasma übrig blieb, da läuft derselbe in feinen zipfeligen Fasern aus, welche hier und da die Vacuolen durchziehen oder in die gelbe Schollensubstanz hinein sich verlieren. — Ein weiterer Nachweis von Chordaelementen gelingt weder im obersten Teil der Rachenhaut, noch im verbreiterten Endteil des Os occipitale¹⁾.

Fötus XIII. 9 cm lang.

a) Allgemeiner Verlauf.

Im Epistropheus und seinem Zahnfortsatz ist der Chordazug kontinuierlich zu verfolgen. In der Mitte des Knorpelkörpers dahinziehend trifft die Chorda dorsalis genau auf die Spitze des Zahns.

¹⁾ Während oben bei Fötus IV u. VII wohl der Mangel an Übung in der Auffindung versteckter Chordarestes das plötzliche vorzeitige Verschwinden der Chorda dorsalis erklären konnte, dürfte es sich hier tatsächlich um eine abnorm kurze und in der Rachenhaut endende Wirbelsäule handeln. Ich habe Dutzende von folgenden Serienschnitten hier untersucht ohne auch nur noch eine einzige Chordazelle nachweisen zu können.

Aus demselben tritt sie in das Ligament. suspens., zieht mit fast rechtwinkliger Knickung ventralwärts — die Spitze des Zahnfortsatzes liegt etwa 1 mm hinter dem Os basilare — auf den Rücken des Basilarknorpels zu. Mit Beginn des 2. Achtels von dessen Gesamtlänge tritt die Chorda in die Knorpelsubstanz hinein, durchbohrt dieselbe in schräger Richtung und kommt am Anfang des 4. Achtels der Knorpellänge an der ventralen Fläche wieder zum Vorschein. Bis hierher gelang der Nachweis des Chordaverlaufs ohne Unterbrechung. Von da ab finden sich nur noch herdweise Reste von Chordasubstanz, welche in kurzen Zwischenräumen hintereinander liegen und in schräger Richtung gerade auf die Kuppe einer nicht sehr tiefen, caudalwärts gerichteten Epithelgrube losziehen. Mit dem letzten dieser Chordareste, der dicht unter der Epithelgrube gelegen ist, hört der Nachweis der Wirbelsaite in der Rachenhaut überhaupt auf, bis ungefähr, dem 7. Zehntel des Os occipitale entsprechend, in unmittelbarster Nähe der Knorpelfläche wieder ein charakteristischer Epithelstrang sichtbar wird. Derselbe geht fast senkrecht auf den Knorpel des Os basilare zu und bohrt sich in seine Substanz hinein. Der weitere Verlauf der Chorda ist schräge cranial- und dorsalwärts gerichtet. Im Knorpel, ca. 1 mm von der dorsalen Fläche und 2 mm von der Grundfläche der Sella turcica entfernt, hört die Chorda mit herzförmiger Verbreiterung ihres Kanals auf. —

b) Zellformationen und Zellgruppierungen.

Ein enger Kanal enthält im 2. Halswirbel einen dünnen aus Zell- und Protoplasmafragmenten bestehenden Strang. Das letzte Ende des Chordaverlaufes im Epistropheus wird nur von einem lumenlosen, schmalen homogenen Streif in der Knorpelsubstanz angedeutet. Gegen den umgebenden Knorpel grenzt sich sowohl der enge Chordakanal als auch der homogene Chordastreif durch eine unregelmässige zackige, homogene Grenzkontur ab. — Mit dem Austritt aus dem Proc. odontoides präsentiert sich die Chorda dorsalis als kontinuierlicher Zellstrang, welcher das Ligament. suspens. durchzieht, anfangs dünn ist, sich in der Mitte bauchig verbreitert und dann wieder stark verjüngt. Die einzelnen Zellindividuen dieses Strangteils sind in Ketten und Haufen angeordnet und in einer homogenen, scholligen, teils blassblau, teils gelblich gefärbten Zwischensubstanz eingelagert und zwar so, dass sie ventralwärts locker und vereinzelt liegen, in der Mitte des Strangs noch spärlich sind und sich dorsalwärts dicht zusammendrängen. Hier, an der dorsalen Fläche des Chordastrangs sind die Zellen dem Bindegewebe des Ligament. suspens. direkt angelagert und ziehen an einzelnen Stellen sogar als kettenartige Ausläufer tief in das Bindegewebe hinein. Dort, an der ventralen Chordaseite bildet eine breite, bandartige gewundene Verdichtung der homogenen Zwischensubstanz

und eine 1—2 zeilige, aus regelmässigen Fibrillen bestehende Zellschicht eine scharfe, scheidenartige Abgrenzung gegen das umgebende Bindegewebe. An einzelnen Stellen hat es den Anschein, als wenn an der dorsalen Fläche des Stranges chordale Zellhaufen jenseits einer bindegewebigen schmalen Zwischenzone mitten im kollagenen Gewebe des Ligaments auftauchen, doch lässt sich beim Verfolgen der Serien stets eine Kommunikation mit dem Hauptstrang feststellen, so dass diese Bilder als kolbige Sprossen des Chordastrangs aufzufassen sind. Die Zellen selbst bieten wieder ein sehr buntes, mannigfaltiges Bild: polygonale, mosaikartig angeordnete, Zellen mit dichtem, gekörntem und homogenem Protoplasma wechseln ab mit vacuolisierten Zellgebilden von spindeligem, schielartiger und kolbiger Form. In der Strangmitte finden sich vereinzelt Formen wie gerade und gebogene dünne Stäbchen, in denen das Protoplasma als ein lang ausgezogener cylindrischer Schlauch um den langgestreckten Kern sich herumlegt und durch kleine Vacuolen segmentiert erscheint. — Je mehr der Chordastrang dem Os occipitale sich nähert, um so mehr verschmälert er sich und desto spärlicher wird sein Zellgehalt, bis schliesslich nur ein ziemlich schmal, an den Rändern bandartig verdichteter, homogener Streif, in welchem nur vereinzelte, schattenhafte Zellgebilde suspendiert sind, auf das Os basilare trifft. Als homogener zellenloser Streif von blaugelblicher Mischfarbe bleibt die Chorda auch weiter nur bei der Durchquerung des Basilarknorpels nachweisbar; und in derselben Gestalt tritt sie auch aus dem Os occipitale ventralwärts wieder hervor. — Das nächste was von Chordasubstanz nachzuweisen ist, ist eine spindelförmige, blassgelbe, von den Fibrillen eines dichten Bindegewebszuges allseitig umfasste Scholle von homogener Beschaffenheit. Dieselbe enthält einige wenige Zellen, welche von kleinen Vacuolen durchsetzt sind und demzufolge ein stark reduziertes Protoplasma haben mit grossem rundlichem Kern. Die Zellen liegen entweder direkt in die homogene Substanz eingebettet oder in einem kleinen Hohlraum. — Weiter nach dem Epithel zu findet sich dann noch eine kleinere homogene Scholle von gegabeltem Aussehen ohne jede zellige Beimengung, ebenfalls von parallel verlaufenden Bindegewebsfibrillen eingerahmt. In dem dichten, derbfaserigen Bindegewebszuge, welcher schräge vom Knorpel bis zur Rachenoberfläche geht und die beiden homogenen Chordazellen miteinander verbindet, sieht man blasse, ovale Zellen mit rundlichem, ebenfalls blassem Kern einzeln und in kurzen, einzelligen Reihen geordnet zwischen den Fibrillen liegen. Bei starker Vergrösserung bemerkt man, dass ihr vorhin blass erscheinender Zellleib von einzelnen oder mehreren Vacuolen gebildet wird, und dass von eigentlichem Protoplasma nur bei wenigen Individuen kleine Reste noch zu konstatieren sind. Ausserdem aber sieht man, dass diese Zellreihen zum Teil von schmalen homogenen Säumen eingeschidet werden (s. Fig. 15). — Nach einem längeren Zwischen-

raum, der keine Spur von Chordaelementen in der Rachenhaut erkennen lässt, findet sich erst weiter cranialwärts wieder ein Herd von Chordasubstanz. Derselbe zeigt im ganzen eine zapfenförmige Gestalt und besteht aus dicht aneinander liegenden polygonalen Zellen, welche sich durch ihren hellen, durchsichtigen Protoplasmaleib und ihren grossen, rundlichen Kern schon bei schwacher Vergrösserung von der bindegewebigen Umgebung abheben. Bei starker Vergrösserung erkennt man in den Zellen ein blasses, feingekörntes Protoplasma, in welchem kleinblasige Vacuolenbildung reichlich vertreten ist. Die Zellen zeigen scharfe, membranartige Grenzen und sind nur hier und da durch bläschenartige, rundliche Lücken voneinander getrennt. Letztere erscheinen als völlig leer. — Unter zunehmender Verjüngung nähert sich der Zellzapfen dem Os basilare und verliert sich in einem schmalen, homogenen Streif von gelblicher Farbe, der sich in den Grundknorpel hineinzieht, um bald darin gänzlich zu verschwinden. Nur eine eigenartige regelmässige Reihenstellung der Knorpelzellen deutet den weiteren Weg des Chordaverlaufs an. Erst etwa mitten in der Knorpelsubstanz öffnet sich wieder ein breiter, ziemlich gerader und mit zwei sackartigen Ausstülpungen herzförmig endender Kanal. In demselben befindet sich, von der Knorpelwand ziemlich weit entfernt, ein breiter, mit Auswüchsen versehener Zellstrang, welcher aus grossen mosaikartig eng aneinander gelagerten, meist rundlichen und polygonalen, aber auch spindelligen und cylindrischen Zellen besteht. Das bräunliche, gekörnte Protoplasma liegt in mehr oder weniger breiter dichter Zone um den rundlichen Kern herum und ist sonst bis zum scharf begrenzten Zellenrand von mehreren kleinen und kleinsten Vacuolen durchsetzt. Auch hier treten vereinzelt und in verschiedener Grösse rundliche Hohlräume zwischen den Zellen auf. Eine differente Zwischensubstanz findet sich hier im Chordastrang nicht. Eine Andeutung davon zeigt sich an einzelnen Stellen der Knorpelwand des Kanals in Form einer höckerigen, homogenen, blassblauen Auflagerung. —

Fötus XIV. 12 cm lang.

a) Allgemeiner Verlauf.

Die Chorda dorsalis steigt in kurzen Strängen, die durch die Knorpelsubstanz der Wirbelkörper eine regelmässige Unterbrechung erfahren, die Halswirbelsäule hinauf. Im Epistropheus und seinem Zahnfortsatz ist ihr Verlauf kontinuierlich, aber nur andeutungsweise nachweisbar. Genau an der Spitze des Zahns tritt der Zellstrang in das Ligament. suspens., verläuft mit rechtwinkliger Umbiegung geradlinig auf den Rücken des Os occipitale, geht dicht auf demselben weiter cranialwärts und biegt an der Grenze zwischen dem

1. und 2. Viertel von der Gesamtlänge des Grundknorpels mit kurzem Bogen in die Knorpelsubstanz desselben hinein. In demselben beschreibt die Chorda einen leicht S-förmig gebogenen Weg. Mit ihrem Austritt an der ventralen Knorpelfläche macht sie eine entschiedene, stumpfwinkelige Umbiegung cranialwärts. Hier konstatiert man eine kurze Unterbrechung ihres Verlaufs. Dann bemerkt man den Chordastrang wieder dicht über dem Knorpel, demselben parallel entlang ziehend; er wendet sich mit schrägem Verlauf der Rachen-schleimhaut zu und zeigt dann eine neue, längere Unterbrechung seiner Kontinuität. — Etwa am Anfang des letzten Viertels vom Occipitalknorpel taucht die Chorda dann wieder in der Rachenhaut auf in geringer Entfernung von der Schleimhaut, verläuft senkrecht auf den Knorpel los, bohrt sich an zwei Stellen in denselben hinein und durchzieht ihn dann in gewundenem Verlauf, ohne wesentliche Abweichung nach cranialwärts. Sie tritt an der dorsalen Knorpelfläche wieder heraus und endet hier mit kurzem extrachondralem Schlussstück. —

b) Zellformationen und Zellgruppierungen.

In der Halswirbelsäule präsentiert sich die Chorda in Form kurzer Zellpyramiden, welche in mehr oder weniger grossen Hohlräumen der Zwischenwirbelscheiben gelegen sind. Eine kontinuierliche Verbindung dieser Zellkomplexe untereinander ist nicht vorhanden. Man sieht nur von einem Chordahohlraum zum andern laufend, schmale, homogene, ziemlich gerade Streifen, welche sich ausser durch ihre gleichmässige, von keinen Zellbestandteilen unterbrochene Dichtigkeit durch eine schmutzig blaugelbe Tinktion von der umgebenden Knorpelsubstanz abheben. Der Epistropheus und sein Proc. odontoides werden von einem solchen Streif in ununterbrochener Linie durchzogen. Derselbe zeigt nur in der Basis des Knorpelkörpers eine enge röhrenartige Lichtung, in welcher ein längerer schmaler Zellstreif enthalten ist. Weiter nach der Spitze des Zahns zu wird und bleibt der Streif lumenlos bis auf ganz enge längliche, leere oder mit äusserst dürrigen Kern- und Protoplasmaesten gefüllte Spalten. — Das Parenchym des Chordastranges in seinen pyramidenförmigen, herdweisen Absätzen besteht in der Hauptsache aus einem regellosen Gewirr von feinen und feinsten, geraden und geschlängelten Fasern, welche hierhin und dorthin, kreuz und quer durcheinander ziehen. Auf diese Weise entsteht ein unregelmässiges System von grösseren, kleinen und ganz kleinen, sehr verschieden geformten Maschen. In einzelnen Bezirken des Chordaparenchyms liegen jedoch die Fasern so dicht beieinander, dass es zur Bildung auch von kleinsten Maschen gar nicht kommt und das Stranggewebe einen festen, straffen, soliden Charakter erhält. In diesem Maschen- und Faserwerk bemerkt man

zahlreiche ovale, zackige und lappige, ziemlich dunkel gefärbte Kerne, vielfach mit spärlichem bräunlich gefärbtem Protoplasmarand von unbestimmten Konturen besetzt. Diese zelligen Gebilde zeigen eine unregelmässige Verteilung; sie liegen bald dichter, bald weiter voneinander entfernt, aber immer so, dass zwischen zwei Zellen eine mehr oder weniger breite Faserschicht sich befindet. Weiter konstatiert man, dass die Zellen nicht so ohne weiteres in den Maschenräumen verteilt sind. Wo dieses bei schwacher Vergrösserung anscheinend der Fall ist, da zeigt sich bei starker Vergrösserung, dass Kern- und Protoplasmarand der faserigen Grenzkontur des betreffenden Gewebefaches eng anliegt und organisch mit demselben verschmilzt. Meistens ist aber der gewebliche Zusammenhang zwischen Zellgebilden und dem Faserwerk ein noch innigerer, insofern, als Zellkern und Protoplasma den Faserbälkchen direkt aufliegen und dieselben aus sich hervorgehen lassen. — Neben den kleinen Gewebsmaschen finden sich noch im Chordaparenchym vereinzelte grössere, unregelmässig begrenzte Hohlräume. In diesen wie in jenen, überall zeigt sich eine graublau gefärbte, feinfaserige und feingekörnte Zwischensubstanz von wechselnder Dichtigkeit. Dieselbe unterscheidet sich trotz einiger Ähnlichkeit ausser durch die Färbung, durch eine gewisse Durchsichtigkeit und Fadenscheinigkeit der Konsistenz von den bräunlich grauen scharf konturierten Parenchymfasern des Chordastrangs. Die gleiche feinfaserige blassblaue Zwischensubstanz bemerkt man übrigens auch an der Peripherie der Chordakomplexe und hier und da an der knorpeligen Wand der Chordahohlräume. — Im Ligament. suspens. präsentiert sich die Chorda dorsalis als lang ausgezogener, ziemlich gerade verlaufender Strang, dessen beide Enden konisch zugespitzt sind, und dessen Mitte spindelig ausgebuchtet ist. Den Hauptbestandteil dieses Chordaabschnittes bildet die sehr reichliche, blassblau gefärbte Zwischensubstanz von homogener, scholliger Beschaffenheit. Die zelligen Chordaelemente treten demgegenüber sehr in den Hintergrund. Sie finden sich noch relativ reichlich in äusserst lockerer Anordnung im Anfangsteil dieser Chordaspindel und in ihren Randpartien. Nach der Mitte zu sieht man die Zellen nur mehr vereinzelt, und im cranialen Zipfel, nahe dem Os basilare, findet man fast gar keine mehr in der homogenen Substanz. — Form und Grösse der Zellen sind sehr verschieden. In der Regel sieht man langgestreckte, spindelige oder auch geradezu stäbchenförmige Gebilde; aber es finden sich auch kompakte, gedrungene Formen. Auch die Kerne zeigen ein sehr wechselndes Verhalten; man bemerkt neben grösseren rundlichen Kernen von blasser Tinktion chromatinreiche, fast schwarze Gebilde von länglicher, gebogener und eckiger Form und gezackten Konturen. Fast durchweg fällt eine gewisse Grössenabnahme der Kerne auf. — Einheitlich ist jedoch bei aller sonstigen Verschiedenheit der Zellbildungen das

Verhalten ihres Protoplasmas. Es umgibt bei allen Zellen den Kern in dünner saumartiger Schicht; es umschliesst mit zarten feinen Grenzkonturen die verschieden geformten, grösseren und kleineren Zellvacuolen und läuft überall in mehr oder weniger lange und zahlreiche Zipfel aus, welche sich in der homogenen Zwischensubstanz verlieren und vielfach mit den Ausläufern benachbarter Zellen in Beziehung treten. — Eine besondere Einscheidung lässt dieser Teil des Chordastrangs nirgends erkennen. Hier und da wird sie vielleicht vorgetäuscht dadurch, dass die straffen Bindegewebszellen des Ligament. suspens. eine glatte, regelmässige Begrenzung des Chordaverlaufs bewirken. — Je weiter der craniale Zipfel der Chordaspindel im Ligament. suspens. auf den Rücken des Os occipitale vordringt, desto dünner wird er, und desto vereinzelter und länger ausgezogen werden seine spärlichen Zellindividuen, bis schliesslich nur noch ein schmales, homogenes Band übrig bleibt, das zellenlos in die Knorpelsubstanz hineindringt und auch zellenlos durch dieselbe hindurchtritt. An der ventralen Fläche des Grundknorpels bemerkt man zunächst nur ein leichtes Hervorquellen des homogenen gelblichen Chordastreifs. Ein Wiederbeginn des Zellstrangs findet sich erst eine kurze Strecke weiter cranialwärts, wo mitten zwischen den schlanken, feinfaserigen Bindegewebsfibrillen des zarten perichondralen Gewebes ganz in der Nähe des Knorpels ein mehrreihiger Zellstrang sichtbar wird, bestehend aus länglichen, cylindrischen Zellen mit grossen rundlichen Kernen, deren Protoplasma an einem oder an beiden Kernpolen Vacuolenbildung aufweist. Umgrenzt werden die Zellen nur von den eng anliegenden Bindegewebsfibrillen. — Indem nun dieser Zellstrang allmählich von der Knorpelfläche abbiegt, verschmälert er sich, wird einreihig und verliert sich dann in eine kurze, von Bindegewebsfasern umfasste spindelige Scholle von blassblauer Farbe und homogener Beschaffenheit. Diese Scholle hinwiederum geht über in einen derben parallel-faserigen Bindegewebszug, welcher sich durch die Dichte und dunklere Färbung seines Fibrillenprotoplasmas, durch die Länge und Dicke seiner stäbchenförmigen Kerne und durch die Einlagerung von länglichen, homogenen, bläulichen Streifen und Schollen auszeichnet. Chordazellen sind in ihm keine zu konstatieren. Wohl aber stellt dieser derbe, im letzten Abschnitt gewellt verlaufende und locker werdende Fibrillenzug unter stetiger allmählicher Entfernung vom Knorpel des Os occipitale eine ununterbrochene Verbindung her zwischen der zuletzt konstatierten homogenen Chordascholle und dem Oberflächenepithel der Rachenhaut. Letzteres zeigt an der Stelle, wo das Bindegewebe sich dicht unter ihm auffasert und in das submuköse Gewebe sich verliert, eine tiefe, caudalwärts gerichtete Ausbuchtung, deren Grund von den Fibrillen allseitig eng umfasst wird. Der nächste nachweisbare Herd von Chordagewebe findet sich erst sehr viel weiter cranialwärts wieder und stellt sich dar als ein senkrecht auf den Knorpel des Os basilare los-

ziehender, von einem schmalen gewellt verlaufenden Bindegewebsbündel begleiteter Zellstrang, der nach der Rachenoberfläche zu aus zwei Zellreihen besteht und sich unmittelbar vor dem Knorpel in Form eines rundlichen dicken Zellknäuels aufrollt. Von diesem Zellknäuel aus geht ein breiter, caudalwärts gelegener, und ein schmaler, cranialwärts gelegener Zellstrang in die Knorpelsubstanz hinein. Die Zellen dieser beiden Komplexe zeigen undeutliche Grenzen; nur bei vereinzelter Individuen lassen sich rundliche und polygonale Formen differenzieren mit leidlich scharfen Grenzen gegen die Umgebung. In der Hauptsache liegen die grossen, rundlichen Kerne in die blassgelbe, homogene, hier und da feinfaserige Protoplasma- und Zellmasse direkt eingebettet und unregelmässig darin verstreut. — Nach kurzer Unterbrechung des Chordaverlaufs im Grundknorpel und nachdem nur ein schmaler homogener Streif den weiteren Weg der Wirbelsäule andeutete, zeigt sich der Zellstrang derselben nochmals und findet in einem anfänglich geraden und zuletzt schneckenartig aufgerollten Knorpelkanal sein Ende. Die Zellen des Chordastrangs bilden darin ein schmales zusammenhängendes und entsprechend gewundenes Band. Auch hier stellt sich wie unten in der Halswirbelsäule das Parenchym dar als aus einer Unmenge kleiner und kleinster Vacuolen bestehend, für welche das Protoplasma durch ein dichtes System von Faserwerk die mehr oder weniger feinen, rundlichen oder eckigen Umgrenzungslinien abgibt. Die Kerne, klein und gross, unregelmässig geformt und verschieden stark gefärbt, liegen auf und zwischen den Protoplasmafasern verstreut und bilden vielfach für dieselben ein Centrum insofern, als die Fasern von ihnen ausgehen und an ihnen wieder zusammenlaufen. Nur an vereinzelter Stellen finden sich noch Kerne, welche einen schmalen, gelblichen Protoplasmasaum für sich behalten haben. — In der Peripherie des Zellbandes und auf der knorpeligen Kanalwand bemerkt man spärliche Mengen von streifiger und scholliger, bläulich gefärbter Zwischensubstanz. Der äusserste Zellausläufer der Chorda durchbohrt den Knorpel auf der dorsalen Fläche und gelangt als dünner Strang auf das Perichondrium, auf welches er sich, cranialwärts umbiegend, platt auflegt. Die Zellen dieses Endstücks sind in einer Reihe dicht aneinander gelagert. Ihr Protoplasma ist homogen, rundlich und polygonal geformt und zeigt nur spärliche kleine Vacuolen in der Peripherie der Zellen. Die Kerne sind gross, oval und blass gefärbt. Von blauer Zwischensubstanz ist nichts zu sehen. —

Fötus XV. 15 cm lang.

a) Allgemeiner Verlauf.

In der Halswirbelsäule bildet die Chorda dorsalis abgeschlossene Herde, die in keiner Verbindung miteinander stehen. Erst im Epi-

stropheus lässt sich ein kontinuierlicher Verlauf feststellen. An der Spitze des Zahns tritt die Chorda aus der Halswirbelsäule heraus, biegt stumpfwinkelig um und nimmt ihren Weg nach dem Rücken des Os occipitale. Hier, dem Perichondrium dicht aufliegend, zieht sie weiter, tritt mit scharfer ventraler Umbiegung, etwa am Anfang des 2. Viertels von der Gesamtlänge des Grundknorpels in dessen Substanz hinein und durchquert denselben. Ein Austritt von Chordaelementen in die Rachenhaut ist nicht zu konstatieren, und der kontinuierliche Nachweis des Chordaverlaufs hört hiermit auf. Weiter finden sich in der Rachenhaut nur mehr vereinzelte Reste des Strangs, welche in schräger Richtung cranialwärts und nach dem eine glatte Fläche bildenden Epithel der Rachenoberfläche dahinziehen. Letzterem nähern sie sich bis auf eine schmale Bindegewebsbrücke, treten aber nirgends mit ihm in Berührung. Eine kurze Strecke weit verlaufen dann noch einzelne Herde der Schleimhaut parallel und damit hören auch diese Chordabestandteile in der Rachenhaut auf. Ein Wiedereintritt der Chorda in den Knorpel ist nirgends zu konstatieren. Aber im letzten Fünftel des Os occipitale zeigt sich noch ein mehrfach gewundenes Endstück der Wirbelsaite. Derselbe nähert sich mit seinem letzten Ausläufer der dorsalen Knorpelfläche bis auf eine schmale Spange. —

b) Zellformationen und Zellgruppierungen.

Die in den Zwischenwirbelscheiben abgeschlossenen Chordasegmente liegen in engen Hohlräumen, welche durch sie fast völlig ausgefüllt werden, so dass zwischen ihnen und der knorpeligen Wand nur ein geringer, vielfach auch gar kein Zwischenraum übrig bleibt. Die Zellkomplexe haben im ganzen rhombische oder ganz rundliche Umrisse und sind von mehr gedrungener Form. Ihre Längs- und Querdurchmesser sind von annähernd gleicher Länge; oder der Letztere ist von beiden gar der grössere, so dass einige Segmente einen in der Längsachse der Wirbelsäule zusammengedrückten, abgeplatteten Eindruck machen. Der schmale Zwischenraum um die Chordasegmente wird, wo er vorhanden ist, vielfach von einer homogenen, hier und da leicht gekörnten blassblauen Substanz ganz, oder zum Teil ausgefüllt. — Was nun das Chordaparenchym selbst anbelangt, so besteht dasselbe aus einem Netz von feinen und feinsten Bälkchen und Fasern, welche bald dicht, bald locker angeordnet die Hauptmasse des Chordaprotoplasmas darstellen. Bei genauerem Zusehen mit stärkster Vergrößerung erkennt man, dass das Balken- und Faserwerk nicht willkürlich und regellos durcheinander zieht, wie das bei schwacher Vergrößerung den Anschein hat, sondern dass es fast überall kleine, bläschenförmige Hohlräume zwischen sich fasst und begrenzt, wodurch eine ausserordentlich zierliche, feine Maschenbildung zustande kommt (Fig. 16).

Dazwischen nun finden sich auch grössere, einkammerige und für sich abgeschlossene Vacuolen von kreisrunder oder länglich ovaler Form, welche in den verschiedenen Chordabezirken bald vereinzelt, bald in reichlicher Anzahl erscheinen. Die Umgrenzungslinien dieser grösseren Vacuolen übertreffen an Dicke die feinen Fasernetze sehr erheblich. Die Kerne zeigen im ganzen Chordagewebe ein recht ungleichmässiges Verhalten, zunächst einmal, was die Dichtigkeit ihrer Lagerung anbetrifft; denn sie liegen in manchen Bezirken sehr nahe und eng beieinander und anderswo sind sie recht locker gelagert und dünn verstreut. Auch sonst noch verhalten sich die Kerne verschieden hinsichtlich ihrer Beziehungen zur Chordafaserung. Viele Kerne liegen mitten zwischen und auf den feinen Parenchymfasern, für welche sie häufig einen centralen Ausgangspunkt abgeben, um den sich die Fasern und die von ihnen eingeschlossenen Bläschen gruppieren. Ein anderer Teil der Kerne zeigt eine offenkundige Zugehörigkeit zu den grossen Einzelvacuolen, an deren Wand sie flach und leicht gebogen angeschmiegt liegen, entweder am Innenrand oder von aussen aufliegend. Ein dichtes gesammeltes Zellprotoplasma findet sich nur bei einem Teil der Kerne; es umgibt dieselben als schmaler schattenhafter Saum allseitig, oder es liegt ihnen seitlich an, wobei man hier und da noch einen schweifartigen Fortsatz in die Parenchymfaserung übergehen sieht. — Maschenwerk und Einzelvacuolen enthalten keine färberisch oder optisch irgendwie abweichende und dadurch differenzierbare Substanz. — In dem Körper des Epistropheus und seiner zahnartigen Verlängerung bildet die Chorda längere und kürzere Zellstränge, welche durch lumenlose homogene Streifen von entsprechender Breite verbunden sind. Auch hier ist das Protoplasma in feinen Fasern angeordnet. Dieselben liegen dicht aneinander und in der Längsrichtung parallel. Die Kerne befinden sich auf und zwischen den Protoplasmafasern, haben längliche, zum Teil stäbchenartige, gerade und leicht gebogene Formen, sind stark gefärbt und der Faserrichtung entsprechend parallel zueinander gestaffelt. Nur vereinzelt finden sich hier Vacuolen. Dieselben sind klein und haben ihre Kerne ohne erkennbaren Protoplasmasaum auf oder an der Randkontur sitzen. — Die Zellstränge liegen in engen Knorpelkanälen, füllen dieselben aber doch nicht ganz aus. In den schmalen Zwischenräumen findet sich eine homogene und gekörnte blassblaugraue, durchsichtige Masse, welche stellenweise zu zahllosen zarten Streifen verdichtet ist. Letztere ziehen quer von der Aussenfläche der Chordastränge zur Knorpelwand hinüber und stellen so eine Art Strahlenkranz dar. Hier und da scheinen feine Ausläufer der Chordafaserung in diese Streifen überzugehen. — Das letzte Chordaende im Zahn des Epistropheus präsentiert sich als ein schmaler, homogener lumenloser und zellenloser Streif von blaugrauer Farbe. Derselbe verbreitert sich mit dem Austritt aus der Zahnspitze und zeigt hier eine mattsrosa Färbung.

Anfänglich zieht der Streif unter leichter Schlingelung durch das Ligament. suspens.; bald aber wird sein Verlauf gerade und seine Farbe wieder blassgraublau. Seine homogene Beschaffenheit behält er bei. — Von den straffen, parallelen Bindegewebsfibrillen des Ligaments wird dieser Chordaabschnitt allseitig eng umschlossen; jedoch die eigentliche scheidenartige Umgrenzung bildet eine schmale bandartige Verdichtung der homogenen Substanz. — Während anfänglich in den rosa gefärbten homogenen Chordapartien nur ganz vereinzelte Zellen zu erblicken sind, zeigen sich dieselben in dem weiteren Chordastreif, etwa der Mitte des Ligaments entsprechend, etwas zahlreicher, aber immerhin im ganzen doch noch recht spärlich. An der dorsalen Fläche des Chordastrangs sammeln sich die Zellen hier und da zu kurzen Reihen, welche sich einzeilig dicht an die bandartige Grenzscheide anlegen. Bei schwacher Vergrößerung erblickt man überall nur längliche und runde blasse Kerne mit einer hellen Zone an einem Pol oder rings um die ganze Peripherie. Bei starker Vergrößerung erkennt man, dass die scharf konturierten Kerne fast alle einen schmalen, meist einseitig angelagerten Saum von ganz blassem, durchsichtigem, strukturlosem Protoplasma aufweisen, und dass die hellen Zonen von Vacuolen dargestellt werden, welche in Einzahl und in Mehrzahl den Kernen angelagert sind und sich gegen die umgebende Substanz durch ausserordentlich zarte, aber doch absolut scharfe Konturen abgrenzen. — Der homogene Chordastreif verjüngt sich allmählich wieder und verschwindet schliesslich nach einigen kurzen Windungen in dem Knorpel des Os occipitale, woselbst ein zackig begrenztes homogenes Band von der Färbung des Knorpels den weiteren Verlauf der Chorda bis über $\frac{2}{3}$ Breite der Knorpelsubstanz andeutet. — Die Herde von Chordasubstanz, welche an der ventralen Fläche des Basilarknorpels in der Rachenhaut sich finden, bestehen aus verschieden geformten, länglichen und rundlichen, blassrosa gefärbten homogenen Schollen. Dieselben enthalten spärliche, rundliche und längliche Zellen, um deren blasse Kerne Vacuolen einen hellen blasigen Hof bilden. Von Protoplasma ist nichts zu konstatieren. Gegen die Umgebung heben sich die blasigen Zellen durch zarte aber scharfe Konturen ab. — Alle diese Chordaschollen sind von Bindegewebszellen ohne regelmässige Anordnung begrenzt. — Im breiten Endteil des Os occipitale umfasst ein ziemlich weiter Knorpelkanal die Chorda dorsalis, welche als kontinuierliches Zellband dem gewundenen Verlauf desselben folgt. Das Chordagewebe besteht hier wieder aus einem dichten Gewirr zarter Protoplasmafasern, welche regellos kreuz und quer durcheinander ziehen. Nur stellenweise bemerkt man einmal eine etwas gleichmässiger parallele Anordnung und anderswo ein zartes, regelmässiges Maschenwerk, das grössere, kleine und ganz kleine Vacuolen zwischen sich fasst. Die Kerne zeigen dieselben Formen und die gleichen Beziehungen zur Parenchymfaserung,

wie sie in der Halswirbelsäule vorgefunden wurden. — Umgeben wird der Zellzug der Chorda dorsalis von einem dichten, blassgrauen strahligen, radiär gestellten Faserkranz von homogener und gekörnter Beschaffenheit. Hier und da finden sich darin vereinzelte spindelig ausgezogene Chordazellen mit langgestreckten stäbchenförmigen Kernen. An manchen Stellen verdichtet sich das strukturlose Faserwerk zu grossen und kleinen homogenen Schollen von blauer Farbe. —

Fötus XVI. 25 cm lang.

a) Allgemeiner Verlauf.

In den Zwischenwirbelscheiben der Halswirbelsäule bildet die Chorda dorsalis abgeschlossene Herde, welche untereinander nicht in Verbindung stehen. — Der Dens des Epistropheus zeigt kontinuierlichen Chordazug. Mitten auf der Spitze des Zahnfortsatzes hört dann der Nachweis der Chorda auf. Im Ligament. suspens. und auf dem Rücken des Os occipitale ist nichts von Chordagewebe zu finden. Ebenso wenig findet sich ein Eintritt, Durchtritt oder Austritt im caudalen Anteil des in Verknöcherung begriffenen Grundknorpels. In der Rachenhaut lassen sich dann wieder bis ziemlich dicht an das Epithel heran Chordabestandteile auffinden. Damit ist dann auch hier jeder Chordanachweis zu Ende. Im letzten Drittel des Os occipitale, in der Nähe seiner dorsalen Fläche, nur durch eine ca. 1 mm dicke Knorpelspanne von derselben getrennt, findet sich schliesslich noch ein letzter, längerer kontinuierlicher Chordabschnitt. —

b) Zellformationen und Zellgruppierungen.

Die Chordaherde in der Halswirbelsäule stellen sich dar als mehr oder weniger abgeplattete rhombische Zellhaufen. Dieselben liegen in nicht sehr weiten Hohlräumen der Zwischenwirbelscheiben. Diese Hohlräume setzen sich nach oben und unten zu in je einen engen Kanal und einen homogenen lumenlosen Endstreifen fort; letzterer pflegt bis zum Rand des nächst höheren oder tieferen Knochenkernes zu reichen. Dadurch nun, dass diese Ausläufer der Chordahohlräume nicht gerade vis-à-vis, sondern von den einander schräge gegenüberliegenden Zipfeln des betreffenden Rhombus ihren Ausgang nehmen, wird der Eindruck des Zusammengepressten, Abgeplatteten noch vermehrt. — Das Chordagewebe besteht in der Hauptsache aus parallel zueinander und dicht nebeneinander verlaufenden scharf konturierten Fasern. Dieselben treten schon bei schwacher Vergrösserung deutlich hervor und zeichnen sich durch eine besonders satte Färbung mit dem acidophilen Farbstoff (Eosin) aus. Bei starker Vergrösserung erkennt man die feinen Einzelfasern

genauer und sieht, dass dieselben auch bei dichtester Zusammenlagerung hier und da schmale längliche Lücken zwischen sich frei lassen. In andern Partien wieder ist das Fasergefüge erheblich lockerer und hier sind dann die Einzelfasern sehr zart und dünn und stellen die feinen Grenzkonturen von kleineren und grösseren Vacuolen dar. Letztere sind spärlich im Gewebe verteilt und liegen meist in einiger Entfernung voneinander entfernt. Die kleinen Vacuolen jedoch liegen in den betreffenden Bezirken dicht bei dicht und bilden in ihrer Gesamtheit ein zartes, feinmaschiges Netzwerk. — Die Kerne sind stark gefärbt, relativ klein, meist von länglicher und stäbchenförmiger, seltener von eckiger Form. Hier und da bemerkt man statt der Kerne verschieden grosse plumpe rundliche Chromatintropfen von bläulicher bis schwarzer Färbung. — In der dichten Parenchymfaserung liegen die Kerne auf den zugehörigen Fasern. In dem feinen Maschenwerk befinden sie sich neben und zwischen den zarten Parenchymfasern, welche die Umgrenzungslinien der kleinen Vacuolen bilden; und von den grösseren Vacuolen hat fast jede ihren Kern, welcher der Randkontur von innen oder aussen dicht anliegt oder ihr direkt aufgelagert ist. Ein um den Kern gesammeltes Protoplasma sieht man eigentlich nirgends, auch nicht in den grösseren Vacuolen. — Der Zwischenraum zwischen der Aussenfläche der Zellkomplexe und der Innenwand der Chordahohlräume wird mehr oder weniger ausgefüllt von einer blassblauen, homogenen und gekörnten Masse, welche sich vielfach als ein schmaler, verdichteter und etwas dunkler gefärbter Rand ringsherum der bindegewebigen Höhlenkontur anlegt und so eine scheidenartige Begrenzung herbeiführt. In dem Chordagewebe selbst sieht man nur vereinzelte kleine Schollen von blauer homogener Substanz, zum Teil grössere rundliche Lücken des Parenchyms ausfüllend, zum Teil ohne scharfe Umgrenzung zwischen den Fasern liegend. — Im Dens epistrophei zeigt sich ein kontinuierlicher, blassblauer, ziemlich breiter, mit spindeligen Anschwellungen versehener homogener Streif, welcher auf kürzere oder längere Strecken ein Kanalumen aufweist. In diesen Kanalabschnitten befinden sich die Chordaelemente in Form von mehrfach unterbrochenen dünneren und dickeren Zellsträngen. Ihre gewebliche Zusammensetzung ist die gleiche wie oben geschildert wurde, und die Kerne zeigen in Form und Grösse ebenfalls das gleiche Verhalten wie vorher. Zwischen den Chordasträngen und der Innenwand des Knorpelkanals sieht man dort, wo letzterer nicht durch eine gleichmässig ausgebreitete blaue Substanz ausgefüllt wird, strahlenförmige blassblaue oder farblose graue Verbindungsfäden aus strukturloser und gekörnter Masse bestehend. — An einer Stelle im Epistropheus, gleich anfangs an seiner Basis, ist der Querschnitt eines Kanalabschnittes der Chorda gross und fast kreisrund. Das Innere desselben wird ausgefüllt von einer bunten Mischung von verschieden geformter blauer Zwischen-

substanz und ziemlich zahlreichen, darin suspendierten spindelligen und rundlichen, teils soliden, teils mit kleinen Vacuolen durchsetzten Zellen. Die Grenzen dieser Zellen sind meist unscharf, die Kerne entsprechen als rundliche und spindelige Gebilde der Form ihrer Zellen. —

Die nun folgenden Reste von Chordagewebe in der Rachenhaut präsentieren sich als im geraden Zuge dicht aufeinander folgende längliche und rundliche schollige Herde von völlig homogener Beschaffenheit und blassrosa Farbe. In denselben lassen sich nur blasse, schattenhafte Kerngebilde nachweisen, welche vereinzelt und ohne jede Protoplasmakontur direkt in die homogene Substanz eingelagert sind. Hier und da findet man darin auch kleine Vacuolen einzeln oder zu mehreren reihenweise hintereinander geordnet. Dieselben sind alle völlig leer, ohne Kern und protoplasmatische Bildungen. — Der letzte dieser homogenen Chordaherde zieht sich lang aus unter zunehmender Verjüngung, nähert sich der Rachenoberfläche und verschwindet dicht unter dem gewellt verlaufenden Epithel in einem System von Lymphräumen. — Die Chorda im letzten Drittel des Os occipitale liegt als Strang von wechselnder Dicke in einem ziemlich weiten, flach bogenförmig und ziemlich nahe an der dorsalen Knorpelfläche dahinziehenden Kanal, welcher cranialwärts mit einem kurzen Haken endet. Die Aussenkontur des Chordastrangs ist, dem Kaliberwechsel entsprechend, unregelmässig gewellt und zackig, und zeigt häufig dünne Ausläufer in das Kanallumen hinein. Der ziemlich weite Zwischenraum zwischen Knorpelwand und Chorda ist mit einer blassblauen, homogenen und faserigen, hier und da strahlenartig von dem Rand des Zellstrangs ausgehenden Substanz zum Teil ausgefüllt. Es finden sich darin vereinzelt spindelige, undeutlich begrenzte, mit langgestreckten stäbchenförmigen Kernen versehene Zellen. Im übrigen zeigt das Chordagewebe auch hier wieder ausgesprochene acidophile, dichte und parallele Faserung. Vacuolen finden sich nur vereinzelt, meist nur am Rande des Zellstrangs in lockeren Partien und in den Strangausläufern. Mitten im dichten Gewebe werden die Vacuolen häufig nur vorgetäuscht durch rundliche, von gewundenen Fasern glatt begrenzte Gewebeslücken (Fig. 17). Stellenweise findet man in den Vacuolen und in solchen Lücken und Spalten vereinzelt Zellen von rundlicher etwas verwaschener Kontur mit blassem rundem Kern und durchsichtigem hellem Protoplasmaleib. — Die Kerne sind sonst klein, oval und spindelig, und zeigen starken Chromatingehalt.

Ich bin am Ende meiner Untersuchungsreihe angelangt und will nun, ehe ich zu meinen weiteren Ausführungen übergehe, die Befunde noch einmal kurz und übersichtlich zusammenstellen.

Fötus I. 2 cm.

Kontinuierlicher Chordaverlauf, bis auf kurze Unterbrechungen des Zellstrangs im Os occipitale beim ersten Durchtritt. Offene, trichterförmige Verbindung des Chordakanals und seiner Zellsäule mit der Rachenoberfläche. Zellformen: In der Halswirbelsäule, im Ligamentum suspensorium, im Grundknorpel 1¹⁾ und im ersten Teil des Verlaufs in der Rachenhaut längliche, spindelige, seltener rundliche Zellen mit stäbchenförmigen oder ovalen Kernen und undeutlichen Zellgrenzen. Stellenweise zwiebelschalenförmige Anordnung. Im Oberflächentrichter Zellen klein, rundlich mit kleinen Kernen. Im zweiten Teil des Verlaufs in der Rachenhaut und im Grundknorpel 2 treten polygonale Zellen hinzu und drüsenartige Zellagerungen. Keine Vacuolenbildung. — Scheidenbildung nur im Oberflächentrichter und in seiner nächsten Nachbarschaft. — Keine differente Zwischensubstanz.

Fötus II. 2 1/2 cm.

Kontinuierlicher Verlauf bis etwa in die Mitte des Basilarknorpels. Im verbreiterten Endteil desselben nur verstreute, dürtige Zellgruppen. Abnorme Knorpelbildungen. Zellformen: Länglich und spindelig in den Halswirbeln; im Ligamentum suspensorium und im weiteren Verlauf treten polygonale und cylindrische Gebilde hinzu. Keine Vacuolenbildung. Zellgrenzen im allgemeinen deutlicher. Auftreten feiner, homogener Scheidenlinie im Kanal des Ligament. suspens. Keine differente Zwischensubstanz.

Fötus III. 3 cm.

Kontinuierlicher Verlauf des Kanals. Kurze Unterbrechungen des dichten Zellstrangs. Hernienbildungen im Ligament.

¹⁾ Mit Grundknorpel 1 und 2 sollen der Kürze halber der caudale und der craniale von der Chorda dorsalis durchquerte Abschnitt des Os occipitale bezeichnet werden.

suspens. und in der Rachenhaut. Zellformen: polygonal, rundlich, spindelig und kurz-cylindrisch. Protoplasma scharf begrenzt, um die Kerne gesammelt. Auftreten heller, kleiner Bläschen und grösserer Vacuolen in Einzahl und Mehrzahl. Hier und da Anordnung der Zellen in gewundenen Reihen und Schnüren, im Endverlauf mosaikartige Lagerung. — Scheidenbildung im Ligament. suspens. und im Rachenverlauf. Keine differente Zwischensubstanz. —

Fötus IV. 4 cm.

Unterbrochener Verlauf, die Lücken durch homogene Streifen im Knorpel markiert. — Ende in der Rachenhaut. Zellen in der Halswirbelsäule und in der Rachenhaut zu dichten Strängen geordnet. Im Ligament. suspens. Anordnung locker. Zellformen: rundlich, cylindrisch und dreieckig; im Ligament. suspens. ausgesprochenste Polymorphie, im Basilarknorpel bröckelige Zellfragmente. — Scheidenbildung im Ligament. suspens. und im Rachenverlauf. Differente Zwischensubstanz im Ligament. suspens. Derber Bindegewebszug in der Rachenhaut. —

Fötus V. 4 1/2 cm.

Der Zellstrang zeigt bereits grosse Lücken. Der Nachweis der Verlaufsrichtung ist kontinuierlich bis zum Eintritt in die Rachenhaut und im Grundknorpel 2. — In der Rachenhaut selbst nur vereinzelte Herde. — Epitheleinstülpung. — Zellformen: rundlich, cylindrisch, polygonal und spindelig. Protoplasma zeigt mehr oder weniger ausgedehnte Vacuolisierung. Im Epistropheus und im Grundknorpel 1 sind die Zellen dünn, lang ausgezogen und nicht vacuolisiert. — Scheidenbildung in Form homogener Schollen in der Rachenhaut. — Chordazwischensubstanz im Kanal des Epistropheus, des Ligament. suspens. und des Grundknorpels 1 und 2. Teil. —

Fötus VI. 4 1/2 cm.

Zellstrang sehr lückenhaft. Nachweis der Verlaufsrichtung bis in die Rachenhaut hinein kontinuierlich, in der Rachenhaut selbst herdweise. — Rachenepithel flach grubenartig eingestülpt. — Zellformen: polygonal, rundlich und cylindrisch in den zusammenhängenden Strangpartien, spindelig und fragmentiert in den Stranglücken, besonders im Epistropheus und im Grundknorpel 1. Vacuolenbildung überall. — Scheidenbildungen im Ligament. suspens. und in der Rachenhaut. — Chordazwischensubstanz im Kanal des Epistropheus, des Ligament. suspens. und des Grundknorpels (1 und 2). —

Fötus VII. 5 cm.

Zellstrang nur noch in kurzen Strängen und Herden zu finden. Verlaufsrichtung kontinuierlich erkennbar bis zur ventralen Fläche des Grundknorpels 1 und im Grundknorpel 2. In der Rachenhaut Chordaherde völlig voneinander getrennt. Epitheleinstülpung. — Zellformen: Im Epistropheus unscharfe, längliche Gebilde, im Ligament. suspens. Polymorphie der Zellen, Vacuolenbildung. Im Grundknorpel 1 dasselbe Verhalten. In der Rachenhaut spärliche, völlig vacuolisierte Zellgebilde in homogenen Schollen, in Berührung mit der basalen Zellschicht der Rachenschleimhaut. Im Grundknorpel 2 polygonale und rundliche Zellen mit Vacuolenbildung. Derber Fibrillenzug vom Grundknorpel zur Rachenoberfläche. Scheidenbildung im Ligament. suspens. und in der Rachenhaut. Chordazwischensubstanz im Epistropheus, im Ligament. suspens. und im Grundknorpel 1.

Fötus VIII. 5 cm.

Strangverlauf zeigt weite Lücken; Chordakanal stellenweise verschlossen und markiert. Verlaufsrichtung kontinuierlich erkennbar bis zur ventralen Grundknorpelfläche. In der Rachen-

haut isolierte Chordaherde, deren letzter anscheinend das Ende der Chorda darstellt. — Epitheleinstülpung. — Zellformen: Im Epistropheus dürftige fragmentierte Zellgebilde. Im Ligament. suspens. Zellen polygonal, vacuolisiert, in mosaikartiger oder pallisadenförmiger Anordnung. Im Grundknorpel 1 zunehmende Zellverkümmernng. In der Rachenhaut homogene Schollen mit vacuolisierten Zellen, in enger räumlicher Beziehung zur Epithelgrube und der Schleimhautfläche. Scheidenbildungen im Ligament. suspens. und in der Rachenhaut. — Chordazwischensubstanz im Epistropheus und im Ligament. suspens.

Fötus IX. 5 1/2 cm.

Zellstrang weist weite Unterbrechungen auf. Kanal zum Teil völlig verlegt und durch homogene Streifen markiert. Verlaufsrichtung kontinuierlich nachweisbar bis zum Eintritt in die Rachenhaut. In letzterer Chordaherde isoliert. — Epitheleinstülpung. — Im Grundknorpel 2 zeigen Kanal und Zellstrang Unterbrechungen. — Zellformen: In der Halswirbelsäule (Zwischenwirbelscheiben) polygonale, cylindrische und spindelige Zellen, zum Teil in mosaikartiger Anordnung. Vacuolisierung. Im Epistropheus teils gut gebildete polygonale Zellen mit Vacuolen, teils verkümmerte Zellreste. — Im Ligament. suspens. polymorphe vacuolisierte Zellen, in dichtem Mosaik oder locker verteilt. — Im Grundknorpel 1 zellenloser Markierungstreif. — In der Rachenhaut spärliche Bläschenzellen in homogenen Schollen; homogene Doppelspindel dicht unter der Epithelgrube; homogene Röhre mit herniöser Ausstülpung dicht unter der ebenen Schleimhaut. — Im Grundknorpel 2 Zellbildung polygonal, rundlich und länglich. Vacuolenbildung. Scheidengebilde im Ligament. suspens. und in der Rachenhaut. — Chordazwischensubstanz in Halswirbelsäule, Ligament. suspens. und im Grundknorpel 2.

Fötus X. 6 cm.

Zellstrang zeigt weite Lücken. Kanal im Knorpelverlauf zum Teil gänzlich verlegt und markiert. Verlaufsrichtung kontinuierlich erkennbar bis zur Rachenhaut. — Hier völlig getrennte Chordaherde. Epitheldecke eben. — Stufenförmiger Verlauf im Grundknorpel 2 mit keulenförmigem Schlussteil im dorsalen Perichondrium. — Zellformen: In der Halswirbelsäule (Zwischenwirbelscheiben) polygonale und rundliche, vacuolisierte Zellen in dichtem Mosaik. — Im Zahnfortsatz zellenloser homogener Streif. — Im Ligament. suspens. lockeres Netz polymorpher vacuolisierter Zellen. — Im Grundknorpel 1 nur homogener, zellenloser Streif. — In der Rachenhaut bläschenförmige Zellen in homogenen Schollen und isoliert, besonders mitten im Bindegewebe. — Keine besondere Annäherung an das Epithel. — Im Grundknorpel 2 finden sich polygonale, rundliche und längliche, vacuolisierte Zellen; ebenso in der keulenförmigen Gruppe im dorsalen Perichondrium. — Scheidenbildungen im Ligament. suspens. und in der Rachenhaut. — Chordazwischensubstanz in der Halswirbelsäule, im Ligament. suspens. und im extrachondralen Ausläufer. —

Fötus XI. 6 cm.

Weite Lücken im Zellstrang; Kanal streckenweise im Knorpel verengt und völlig verlegt. Kontinuierlicher Nachweis der Verlaufsrichtung bis in die Nähe der ebenen Rachenschleimhaut. Im cranialen Teil der Rachenhaut isolierte Chordaherde. Im Grundknorpel 2 kontinuierlicher Verlauf im Zickzack mit Durchbruch eines kolbigen Endstücks auf die dorsale Knorpelfläche. Chordahernien an der Verlaufskonvexität (Ligament. suspens. und Rachenhaut). — Zellformen: In der Halswirbelsäule (Zwischenwirbelscheiben) polygonale, cylindrische und rundliche, vacuolisierte Zellen in dichtem Mosaik. — Im Epi-

stropheus Zellen lang und schmal, zum Teil auch rundlich; zwiebelschalenartige Anordnung; keine ausgesprochene Vacuolenbildung. — Im Ligament. suspens. Zellen: dicht gelagert, von polygonaler, rundlicher und länglicher Form; locker gelagert, von bunter Polymorphie. Überall Vacuolenbildung. — Im Grundknorpel 1: Zellen locker und vielgestaltig; Kanal zum Teil homogen ausgefüllt. — In der Rachenhaut polygonal, rundlich und länglich, vacuolisiert, zum Teil dicht im Strang, zum Teil spärlich in homogenen Schollen gruppiert. Isolierte Chordazellen zwischen Bindegewebsfibrillen. — Im Grundknorpel 2: Zellen polygonal und cylindrisch, vacuolisiert; ebenso im dorsalen Endkolben. — Scheidenbildungen im Ligament. suspens. und in der Rachenhaut. — Chordazwischensubstanz in Halswirbelsäule, im Ligament. suspens., im Grundknorpel 1 und in der Rachenhaut.

Fötus XII. 7 cm.

Zellstrang vielfach und weit unterbrochen; Kanal zum Teil homogen verschlossen; kontinuierlich nachweisbare Verlaufsrichtung bis zur ventralen Knorpelfläche des Os occipitale. In der Rachenhaut isolierte Chordaherde, zum Teil dicht unter der Rachenschleimhaut. — Epithelgrube. — Chordaende in der Rachenhaut. — Zellenformen: In der Halswirbelsäule (Zwischenwirbelscheiben) länglich, cylindrisch oder spindelig, vacuolisiert. — Im Epistropheus zellenloser, homogener Streif. — Im Ligament. suspens. Zellen einzeln und in kleinen Gruppen, polymorph in Gestalt und in Vacuolenbildung. — Im Grundknorpel 1: nur zellenloser, homogener Streif. In der Rachenhaut homogene Schollen mit spärlichen Bläschenzellen. — Gesonderte Fibrillenbündel. — Scheidenbildungen in der Rachenhaut. — Chordazwischensubstanz in der Halswirbelsäule und im Ligament. suspens.

Fötus XIII. 9 cm.

Zellstrang nur in wenigen kurzen Abschnitten vorhanden. Chordakanal auf weite Strecken homogen ausgefüllt. Verlaufsrichtung kontinuierlich nachweisbar bis zur ventralen Grundknorpelfläche. In der Rachenhaut und im Grundknorpel 2 sind die Chordateile völlig isoliert. — Epithelgrube. — Zellformen: Im Epistropheus enger Kanal mit Zellfragmenten. — Im Ligament. suspens. Zellen strangartig locker angeordnet, polymorph. — Im Grundknorpel 1 nur zellenloser Markierungsstreif. In der Rachenhaut zwei homogene Schollen mit spärlichen Bläschenzellen; die eine dicht unter der Epithelgrube. Begleitung und Verbindung der Schollen durch derben Fibrillenzug; zwischen den Fibrillen isolierte, blasse Chordazellen. — Im Grundknorpel 2: Zellen polygonal, rundlich cylindrisch und spindelig, mosaikartig angeordnet. Scheidenbildungen im Ligament. suspens. und in der Rachenhaut. — Chordazwischensubstanz im Epistropheus und im Ligament. suspens. —

Fötus XIV. 12 cm.

Zellstrang zerfällt in kurze, zum Teil weit voneinander entfernte Abschnitte. Kanal streckenweise lumenlos, homogen markiert. Verlaufsrichtung kontinuierlich nachzuweisen bis zur ventralen Knorpelfläche des Os basilare. In der Rachenhaut Chorda anfangs strangförmig; danach isolierte Chordaherde in weiten Abständen. — Epithelgrube und derber Fibrillenzug. Letzter Abschnitt der Chorda im Grundknorpel anfangs angedeutet; dann schneckenartig aufgerollter Strang mit Durchtritt auf die dorsale Knorpelfläche. — Zellformen: In der Halswirbelsäule (Zwischenwirbelscheiben) pyramidenförmige Zellkomplexe; Protoplasma faserig, zum Teil in Maschen, zum Teil in dichten Fasersträngen geordnet. Kerne auf und zwischen den Fasern. Grössere Vacuolen vereinzelt. — Im Epistropheus kurzer enger Kanal mit dünnem, faserigem Zellstrang; sonst

homogener Markierungstreif mit Zellbröckeln. — Im Ligament. suspens.: Zellen spärlich und locker gelagert, von schlanken und gedrunghenen Formen. Vacuolenbildung im Protoplasma. — Im Grundknorpel 1 nur zellenloser homogener Streif. — In der Rachenhaut Zellen mehrreihig und in Gruppen angeordnet, länglich, cylindrisch oder rundlich und polygonal, zum Teil undeutlich begrenzt, mit Vacuolen; zellenlose homogene Schollen. — Im Grundknorpel 2 bildet Parenchym faseriges Maschenwerk mit eingestreuten Kernen. — Im extrachondralen Ausläufer Zellen dicht gelagert, polygonal, rundlich mit spärlicher Vacuolenbildung. — Scheidenbildungen in der Rachenhaut. — Chordazwischensubstanz in der Halswirbelsäule, im Ligament. suspens. und im Grundknorpel 2. —

Fötus XV. 15 cm.

Die Zwischenräume, welche die Abschnitte des Zellstrangs trennen, werden immer grösser. Verlaufsrichtung durch homogene Markierungstreifen einheitlich geschlossen bis zur ventralen Fläche des Basilarknorpels. In der Rachenhaut spärliche, isolierte Chordareste. — Rachenschleimhaut eben. — Im Grundknorpel 2 kontinuierlicher Endstrang. — Zellformen: In der Halswirbelsäule (Zwischenwirbelscheiben) rhombische, abgeplattete Zellkomplexe; Protoplasma diffus ausgebreitet faserig mit engem Maschenwerk und mit kleineren und grösseren Hohlräumen. — Im Epistropheus dünner parallel-faseriger Strang. — Im Ligament. suspens. Zellen vereinzelt und in kurzen Reihen, blasse Kerne von Vacuolen umgeben, mit spärlichem Protoplasma. — Im Grundknorpel 1 keine Zellgebilde; homogener Markierungstreif. — In der Rachenhaut homogene Schollen; darin spärliche Bläschenzellen. — Im Grundknorpel 2 faseriges Maschenwerk mit Vacuolen. — Scheidenbildungen im Ligament. suspens. und in der Rachenhaut. — Chordazwischen-

substanz in Halswirbelsäule, im Ligament. suspens. und im Grundknorpel 2. —

Fötus XVI. 25 cm.

Spärliche Strangreste, sämtlich voneinander isoliert, in der Halswirbelsäule (Zwischenwirbelscheiben) im Epistropheus und im Grundknorpel 2. Im Ligament. suspens. und im Grundknorpel 1 nichts mehr von Chorda dorsalis nachzuweisen.

In der Rachenhaut nur ein paar homogene Gebilde bis dicht an die gewellte Schleimhaut heranreichend. Zellformen: In den Zwischenwirbelscheiben rhombische, stark abgeplattete Chordakomplexe aus faserigem protoplasmatischem Maschenwerk bestehend mit grösseren und kleineren Vacuolen. — Im Epistropheus kurze parallelfaserige Stränge, dazwischen homogene Streifen. — In der Rachenhaut enthalten die homogenen Gebilde nur kernlose Bläschenkomplexe. Im Grundknorpel 2 gewundener faseriger Protoplasmastrang mit vereinzelt Vacuolen. — Scheidenbildungen nur in der Rachenhaut. Chordazwischenssubstanz in den Halswirbelkomplexen und im Zellstrang des Grundknorpels 2. —

Nachdem ich so durch kurze Zusammenfassung eine Übersicht über die 16 Protokolle gegeben habe, soll es nun in folgendem meine Aufgabe sein, auf Grund der gewonnenen Untersuchungsbefunde die histologischen Elemente der Chorda dorsalis einmal für sich gesondert und dann in ihren Beziehungen zueinander und zu gewissen Gebilden der Rachenhaut genauer zu betrachten und schliesslich die Folgerungen zu erörtern, die sich in entwicklungsgeschichtlicher und pathologisch-anatomischer Hinsicht daraus ergeben. Zuvor aber sei mir noch eine kurze Bemerkung gestattet. Wir wissen, dass wir in der Chorda dorsalis ein Organ vor uns haben, welches beim Menschen in gesetzmässiger phylogenetischer

Wiederholung früherer Entwicklungsstufen angelegt wird, um dann sofort wieder der Rückbildung anheimzufallen. Diese an sich ja genugsam bekannte Tatsache müssen wir uns bei der Betrachtung und Deutung unserer Befunde stets vor Augen halten. Nur dann ist die ausserordentliche Verschiedenheit und Mannigfaltigkeit verständlich, welche die Chorda dorsalis auch bei ziemlich gleichalterigen Föten darbot, sowohl im allgemeinen, was Ausdehnung und Richtung des Verlaufs anbetraf, als auch im besonderen bezüglich der Form und Anordnung ihrer Elemente. Denn trotz aller Gesetzmässigkeit, der solche fötalen Degenerationsvorgänge im Prinzip des Ablaufs wohl immer unterliegen, spielen doch wohl auch einige Zufälligkeiten hinsichtlich des Zeitpunktes und der Formen eine Rolle. Gewiss wird es auch in unserer Beobachtungsreihe gelingen, eine Gesetzmässigkeit und Folgerichtigkeit für die Mehrzahl der konstatierten Befunde festzulegen; aber für einen kleinen Teil von Erscheinungsformen wird man doch nur immer das Zusammenwirken von Zufall und Willkür annehmen müssen. —

Folgender Erörterungsplan möge mir nun für meine weiteren Auseinandersetzungen als Richtschnur dienen:

1. Die Chordazellen bei menschlichen Föten von 2—25 cm Körperlänge.
2. Chordascheide und Chordazwischensubstanz.
3. Die Prinzipien der degenerativen Umwandlung des Chordastrangs im Verlauf der fötalen Entwicklung.
4. Epithelgrube in der Rachenschleimhaut — Bursa pharyngea — und Ligamentum occipito-pharyngeum (Frobiep).
5. Chorda dorsalis und ihre Beziehungen zu Chordombildungen im reifen Organismus.
6. Übersicht und Schluss.

1. Die Chordazellen bei menschlichen Föten von 2–25 cm Körperlänge.

Der Zeitraum embryonalen Lebens, welcher durch unsere Untersuchungsobjekte repräsentiert wird, umfasst nach ungefährender Berechnung, unter Zugrundelegung geburtshilflicher Altersbestimmung, 5 Monate, also die erste Hälfte der fötalen Entwicklung. In dieser Zeit nun beobachten wir an den Zellen der Chorda dorsalis drei Bildungsstadien, welche natürlich nicht scharf voneinander getrennt sind, sondern allmählich ineinander übergehen. Das erste Stadium bietet die Chorda in Fötus I und II dar; man bezeichnet es vielleicht am besten mit: Das indifferente Stadium der Chordaentwicklung. Wir finden hier in gewissen Abschnitten des Chordastrangs die Zellen in einer Weise geformt und gelagert, welche auf den ersten Blick stark an syncytialen Gewebscharakter erinnert. Die länglichen Kerne liegen teils unregelmässig, teils parallel gestellt in einer anscheinend diffus ausgebreiteten, leuchtend gelben, dichten Protoplasma-Masse von fein gekörnter oder leicht faseriger Beschaffenheit. Bei genauerem Zusehen, besonders mit Zuhilfenahme des starken Systems, konstatiert man dann allerdings, dass zwischen den Kernen vielfach unscharfe Grenzkonturen vorhanden sind, durch welche die scheinbar einheitliche Protoplasma-Masse in kernhaltige Einzelgebilde von runder oder länglicher Form zerlegt wird. Aber immerhin, schärfere Zellgrenzen fehlen in den betreffenden Chordaabschnitten vollständig, und so stellen diese Zellkomplexe sowohl im einzelnen wie in ihrer Gesamtheit augenscheinlich indifferente Gebilde dar, welche der ursprünglichen Eigenart der Chordaanlage entsprechen und die Aufgabe haben, andere differenziertere Zellformen aus sich hervorgehen zu lassen. Wie sie dieser Aufgabe gerecht zu werden beginnen, können wir bereits bei denselben beiden Föten in anderen Teilen des

Chordastrangs konstatieren. Bei dem einen Fötus ($2\frac{1}{2}$ cm) sehen wir im Ligament. suspens., dass in den Randpartien der Zellsäule einige epithelartig gestaltete und gruppierte Zellen vorhanden sind, und wir bemerken bei dem anderen Fötus (2 cm), dass in der Rachenhaut und im verbreiterten Ende des Grundknorpels die Zellen schärfere Konturen bekommen und als polygonale, rundliche und längliche zum Teil drüsenartig gruppierte Gebilde deutlicher hervortreten. — Bezüglich der epithelartigen Zellen am Rande des Zellstrangs hege ich gewisse Zweifel, ob die Annahme ihres Entstehens aus dem indifferenten Stadium berechtigt ist und ob es nicht richtiger wäre, gerade sie für die primären Zellgebilde zu halten, aus denen die indifferenten Zellkomplexe hervorgegangen sind. Denn das in der Strangperipherie gelegene Chordaepithel spielt ja bei allen niederen Tieren als generative Randschicht eine sehr bedeutsame zellbildende und zellersetzende Rolle. Was mich trotzdem zu der ersten Annahme bewog, waren folgende Erwägungen:

Vor allem fanden sich diese epithelialen Randgebilde erst bei dem älteren von den beiden jüngsten Föten vor und fehlten vollständig bei dem 2 cm langen kleinsten Objekt, während man sie doch, wenn ihr Zusammenhang mit einem primären zellbildenden Epithel zu Recht bestünde, gerade bei dem jüngsten Fötus am meisten hätte ausgeprägt sehen müssen. Ausserdem zeigten sich epithelartige, kurzcyllindrische Zellen in drüsenartigen Gruppen bei Fötus 1 und später bei Fötus 3 mitten im Zellstrang, weit entfernt von einer an Chordaepithel gemahnenden Randstellung. Und endlich ist offenbar der ganz anfängliche Entwicklungsgang des Chordastrangs beim menschlichen Fötus in manch wesentlichem Punkte so sehr verschieden von dem der tierischen Chorda, dass es überhaupt fraglich erscheint, ob man dieselbe zum Vergleich mit einem menschlichen Embryo von 2 cm Körperlänge, d. h. also von ca.

4 Wochen Wachstumsdauer heranziehen darf. Denn in diesem Alter ist bei der Chorda der niederen Tiere die Differenzierung von Chordaepithel und vacuolisierter Chordaachse längst ausgebildet, während wir, wie obige Untersuchungen zeigten, beim menschlichen Fötus erst etwa mit Beginn des zweiten Entwicklungsmonates das Auftreten von Vacuolen konstatieren konnten. Wenn es beim Menschen überhaupt zur ausgesprochenen Bildung einer randständigen Chordaepithelschicht kommt, wofür ich aus unserer Untersuchungsreihe keinen überzeugenden Anhalt gewinnen konnte, so geschieht dies sicher nur in der allerersten Zeit, und in dem Zeitpunkt der Entwicklung, mit dem wir unsere Untersuchungen begannen, ist dann eben aus Chordaepithel und dem daraus hervorgegangenen Zellstrang schon jene indifferente, an syncytiales Gewebe erinnernde Protoplasmasäule geworden, wie wir sie oben geschildert haben. Aus allen diesen Erwägungen heraus habe ich zunächst für die bei Fötus II im Ligament. suspens. vorgefundenen epithelartigen Zellen am Rande des Chordastrangs eine sekundäre Differenzierung angenommen. Immerhin aber halte ich andererseits die Möglichkeit offen, dass es sich dabei um restierende Abkömmlinge eines in der allerersten Anlage vorhandenen und frühzeitig in den indifferenten Protoplasmastrang aufgehenden Chordaepithels handeln könne. — Was nun noch die kleinen runden und isolierten Zellgebilde in dem Oberflächentrichter der Chorda dorsalis und in dem ihm benachbarten homogenen Fächerwerk anbelangt, so ist es schwer zu bestimmen, ob sie zu der indifferenten oder zu der sekundären differenzierteren Form der Chordazellen gehören. Denn einerseits sind sie aus dem einheitlichen Protoplasmaverband der bis zum Trichterfundus reichenden Chordasäule herausgerissen und daher wohl als selbständigere Zellcharaktere zu bewerten; andererseits aber kann man diese kleinen, unbestimmten Zellindividuen auch nicht den anderen wohlentwickelten Chorda-

zellen in dem cranialen Teil der Rachenhaut zuzählen. Mag man sie nun hierher oder dorthin tun, man wird bei ihrer Betrachtung stets den Eindruck haben, dass diese Zellen in ihrer ganzen Erscheinungsform, mit Kern und Protoplasma, dahinschwinden und ihrem Untergang entgegen gehen. — Bei allen Zellen, welche bei Fötus 1 und 2 das erste Stadium der von uns konstatierten Chordazellbildung repräsentieren, und auch bei denjenigen Individuen dieser Entwicklungsgruppe, welche bereits die Anfänge fortschreitender Differenzierungen zeigen, ist das Protoplasma um den Kern herum stets dicht und einheitlich gelagert. Bis jetzt zeigt sich nirgends im Zellprotoplasma eine Andeutung von Bläschenbildung, weder in der Peripherie noch im Centrum des Strangs und der einzelnen Individuen.

Mit Fötus III nimmt das zweite Stadium der Zellentwicklung im Chordastrang seinen Anfang, welches in zunehmender Ausbildung bis zum Fötus XIII zu konstatieren ist und welches ich als das Stadium der Vacuolisierung bezeichnen möchte, weil von jetzt ab die Vacuolenbildung der Chordazelle das charakteristische Gepräge gibt und sich wie ein roter Faden durch sämtliche folgenden 10 Protokolle hinzieht. Ausserdem ist dieses Bildungsstadium der Chordazellen ausgezeichnet durch die überaus wechselreiche Polymorphie der Einzelindividuen und dadurch, dass die Zellgrenzen der auf der Höhe ihrer Entwicklung stehenden Chordazellen sowohl im gemeinsamen Verband als auch im Zustande der lockeren Gruppierung und Isolierung meist eine gewisse Schärfe aufweisen, bedingt durch Derbheit und starke Lichtbrechung der äusseren Konturen. Während nun die letztere Eigenschaft, wie ein Vergleich mit der Wirbelsaite niederer Tiere ergibt, wohl in der Eigenart der Chordazellen begründet ist, hat man bei der Polymorphie der Zellen den Eindruck, dass dieselbe in ihrer grossen Mannigfaltigkeit und Buntheit als die Folge räumlicher An-

passungsbestrebungen der Einzelzellen anzusehen ist. Die Notwendigkeit dieser Anpassung wird meines Erachtens zunächst nicht so sehr durch äussere Momente gegeben — obwohl, wie wir unten sehen werden, auch diese ihren gewichtigen Anteil an dem Schicksal der Chordazellen haben — als vielmehr durch die zunehmende Vacuolenbildung innerhalb des Zellstrangs bedingt. Die Vacuolen der Chordazellen sind nach dem Lehrgrundsatz der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Ausdruck für das Auftreten einer optisch und fürberisch indifferenten und deshalb völlig klaren und durchsichtigen Flüssigkeit in dem Zellprotoplasma. Bei der menschlichen Chorda dorsalis lassen sich nach unseren Untersuchungsbefunden zwei Hauptformen der Vacuolenbildung unterscheiden, welche ich als die singuläre und die multiple Form benennen möchte. Bei der ersteren Form erscheint eine einzelne Vacuole, welche das Protoplasma in kleinerer oder grösserer Ausdehnung einnimmt und den Kern verdrängt. Bei der zweiten, der multiplen Form, treten die Vacuolen zu mehreren in einer Zelle auf und durchsetzen das Protoplasma in gleichmässiger Verteilung oder in Gruppen angeordnet. Aus diesen beiden Hauptformen lassen sich dann alle übrigen Varianten der Vacuolenbildung herleiten; je nachdem die kleineren oder grösseren Vacuolen im Centrum oder in der Peripherie der Zelle sich bilden, in einem Zellpol oder in beiden zu konstatieren sind, den Kern umschliessen oder ihm angelagert sind, haben wir eine centrale oder periphere, eine unipolare oder bipolare, eine para- oder perinucleäre Vacuolisierung der Chordazellen vor uns. Es ist einleuchtend, dass durch diese verschiedenen Formen in der Vacuolenbildung, namentlich wenn sie, wie es häufig der Fall ist, alle gleichzeitig nebeneinander vorkommen und auf kleine Chordabezirke in buntem Durcheinander verteilt sind, ausserordentlich mannigfaltige Zellbilder entstehen müssen, wie sie oben in den Protokollen beschrieben wurden.

Und dann ist es auch klar, dass eben das Auftreten der vielen Vacuolen im Chordaparenchym ein sehr zu berücksichtigendes, Raum beanspruchendes Moment darstellt, durch welches von innen her, zunächst ganz unabhängig von äusseren Einflüssen, Verdrängungs- und Druckwirkungen nach den verschiedensten Richtungen hin auf die einzelnen Individuen des Zellverbandes ausgeübt werden müssen.

In welcher von allen den vielen vorgefundenen Erscheinungen sich die eigentliche, reine und klassische Form der Chordazelle dieses Stadiums darstellt, ist schwer zu bestimmen. Denn einerseits ist ja eine typische, auf der Höhe ihrer Entwicklung stehende Chordazelle ohne Vacuole gar nicht denkbar, und andererseits kann da, wo Vacuolisierung eintritt, durch dieselbe, wie wir sehen, diese und auch jede andere Formveränderung bedingt werden. Ich meine aber doch, wenn ich die Häufigkeit und Regelmässigkeit des Vorkommens in Betracht ziehe, dass für die Chordazelle im II. Stadium die polygonale Zellform als die klassische und die singuläre Vacuolenbildung als die typische anzusehen ist, und dass alle übrigen Formen, mehr oder weniger, als der Ausdruck secundärer degenerativer Umbildung aufzufassen sind. Das gilt besonders von den vielblasigen und vielgestaltigen Zellindividuen im Ligament. suspens. und von den protoplasmaarmen vacuolenumkränzten Kerngebilden, wie wir sie ausnahmslos in den scholligen Chordaherden vorgefunden haben. — Was das Protoplasma der Chordazellen in diesem II. Stadium anbetrifft, so ist auf die meist sehr scharfe Aussenkontur bereits oben hingewiesen. Hinzuzufügen ist dann noch, dass es sich stets in acidophiler fast immer sehr satten Färbung präsentiert und eine fein gekörnte, hier und da leicht homogenisierte Beschaffenheit zeigt. — In seiner Lagerung und Verteilung ist das Protoplasma natürlich von der Vacuolenbildung abhängig, und anfänglich wird dadurch meist der einheitliche Zusammenhang

des Zelleibes auch nicht gestört; namentlich nicht in den Fällen der singulären polaren Vacuolenbildung, wo Kern und Protoplasma gleichmässig und allmählich nach dem entgegengesetzten Pol verdrängt werden. Es findet sich aber, dass in den vorgeschrittenen Stadien der multiplen Vacuolisierung durch das Auftreten und Wachsen der Vacuolen mehr oder weniger eine ausgedehnte Teilung des Protoplasmas bedingt wird, insofern, als der eine Teil desselben als schmaler dichter Saum um den Kern herum sich gruppiert und der andere sich in der Zellperipherie ausbreitet. Auf diese Weise kommt es schliesslich zu Zellgebilden, in denen die Vacuolensepten zwischen den beiden Protoplasmasphären fadendünne Verbindungsstränge abgeben. Total wird die Teilung des Protoplasmas meist nur da, wo eine Vacuole sich von vorneherein rings um den Kern herum bildet, so dass derselbe mit seinem dünnen Protoplasmasaum in ihr zu schwimmen scheint, und dort, wo durch Verschmelzung der Einzelvacuolen die Septen zum grössten Teil oder gänzlich verloren gegangen sind. — Über die Kerne selbst ist hier nicht viel zu sagen. Sie sind rundlich oder oval, mehr oder weniger stark gefärbt und zeigen zahlreiche Kernkörperchen. Auffallend ist, dass es bei keinem der Untersuchungsobjekte gelang, eine Kernteilungsfigur nachzuweisen. —

Wir kommen nun zum dritten Stadium der Chordazellbildung, welches ausgezeichnet ist durch die faserige Beschaffenheit des Zellprotoplasmas, und das ich deshalb als das Stadium der Faserbildung bezeichnen möchte. Wir finden es auf der Höhe seiner Entwicklung bei Fötus XVI in den Chordahohlräumen der Halswirbelsäule, des Epistropheus und des cranialen Grundknorpelendes. In diesem Stadium bietet der Chordazellstrang ein so eigenartiges und von dem Stadium der Vacuolenbildung derartig verschiedenes Bild dar, dass man nicht glauben würde, hier wie dort dasselbe Gewebe vor sich zu haben, wenn man nicht bei Fötus XIV

und XV einen Übergang von dem einen Stadium in das andere konstatieren könnte. Nachdem wir bei Fötus XIII in einem entsprechenden Abschnitt des Chordaverlaufs die Zellen noch in abgegrenzter, mosaikartiger Anordnung gesehen haben, finden wir das Protoplasma bei Fötus XIV und XV im Zustande allgemeiner diffuser Auffaserung, wo die Konturen der einzelnen Zellen zum grössten Teil völlig verloren gegangen sind, und wo nur an einzelnen Stellen das Protoplasma noch in gesammeltem, dichtem Zustande dem Kern anliegend gefunden wird. Aber auch so verleiht ein von feinerem oder derberem Fasersystem eingerahmtes Maschenwerk dem ganzen Gewebe ein ausgesprochen vacuoläres Gepräge, um so mehr als zwischen hinein auch grössere Vacuolen mehr oder minder reichlich verteilt sind. Nur in einzelnen Partien des Chordaverlaufs sind hier die Fasern bereits zu dichteren, zum Teil parallel verlaufenden Strängen angeordnet. — Die Kerne liegen ziemlich regellos auf und an den Fasern im Gewebe verstreut und sind in den Vacuolen der Wand von innen oder aussen angelagert. Jedenfalls ist überall ein enger organischer Zusammenhang zwischen den Kernen und den Protoplasmafasern zu konstatieren. Im Fötus XVI ist der charakteristische Fortschritt in der Faserbildung hauptsächlich darin ausgeprägt, dass die kleinen, feinsten Fasern des Maschenwerks sich zu längeren und etwas dichteren Schleifen zusammenlegen, welche dann ihrerseits entweder ebenfalls kleine Hohlräume und Lücken begrenzen, oder aber sich zu dichten, derben und straffen Faserzügen vereinen. Dadurch geht natürlich der vacuoläre Charakter des Chordagewebes in gewissen Abschnitten völlig verloren. Die grösseren Vacuolen finden sich hier zwar auch noch, aber nur recht vereinzelt vor. —

Mit diesem letzten Stadium der Faserbildung schliessen unsere Beobachtungen der Zellentwicklung in der Chorda dorsalis ab. Ein Punkt aber muss noch besonders hervor-

gehoben werden. Die Zellentwicklung im Chordastrang geht nicht etwa gleichmässig in allen Teilen in der geschilderten Weise vor sich, sondern wir sehen von Anfang an, dass gewisse Abschnitte des Chordaverlaufs ein Vorseilen oder ein Stehenbleiben in der Entwicklung oder die Zeichen des Verfalls erkennen lassen. Die erste Abweichung konstatierten wir bereits im indifferenten Stadium bei Fötus I an dem cranialen Teil der Chorda in der Rachenhaut. Bei den letzten Föten, den Repräsentanten des III. Stadiums, zeigen einige Teile des Chordastrangs, der Abschnitt im Ligament. suspens. und die Chordaherde in der Rachenhaut — insofern ein von dem beschriebenen Entwicklungsgange abweichendes Verhalten, als ihre Zellen über das Stadium der Vacuolenbildung nicht hinauskommen. Und bei allen Föten, an denen wir das Stadium der Vacuolisierung beobachteten, fallen mit zunehmendem Wachstum immer grössere Strecken des Chordaverlaufs von der Weiterentwicklung aus, indem ihre Zellen durch Druck und Einengung von seiten der Nachbargewebe darin gehindert und frühzeitig dem Untergang anheim gegeben werden. Solche Zellen bieten dann bei der Untersuchung jene Erscheinungsformen, welche wir oben in den Protokollen als Zelltrümmer, Zellfragmente und Protoplasmaschollen verzeichnet finden, und welche an sich nichts für die Chorda dorsalis Charakteristisches darbieten. —

2. Chordascheide und Chordazwischensubstanz.

Beide stellen sich als räumlich und genetisch eng mit den Chordazellen zusammenhängende Bildungen dar. — Die Forschungen der vergleichenden Anatomie¹⁾ haben gezeigt, dass zwei Scheidenblätter als Produkte des Chordaepithels aufzu-

¹⁾ Hertwig, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte Bd. 3. (Schauinsland).

fassen sind, die *Elastica* und die *Faserscheide*, und dass die *Elastica* diejenige ist, welche zuerst daraus hervorgeht. In unseren Präparaten ist immer nur von einer homogenen Scheidenbildung die Rede gewesen, von welcher man wohl annehmen darf, dass sie der primären elastischen, von den Chordazellen abstammenden Scheide der niederen Tiere entspricht. Ein anderes faseriges oder elastisches Scheidenblatt lässt sich in unserer Untersuchungsreihe nicht vorfinden. Von den oben erwähnten Befunden einer bindegewebigen äusseren Begrenzung in Form regelmässiger Fibrillenzüge will ich hier ganz absehen, weil dieselben ausserordentlich inkonstant und vielleicht nur als zufällige Gruppierungsform des umliegenden Bindegewebes aufzufassen sind. Die homogenen Scheidenbildungen jedoch stellen bei unseren Untersuchungsobjekten von Anfang an einen überaus konstanten Befund dar, nicht so sehr in bezug auf Ausdehnung und Vollständigkeit, als vielmehr was das Vorkommen überhaupt anbetrifft. Unter diesen Bildungsformen der Chordascheide sind nun nicht allein die regelmässigen homogenen Grenzbänder zu verstehen, welche wir bei der Mehrzahl der Fälle im *Ligament. suspens.* vorfinden und die selteneren homogenen kanalartigen und röhrenförmigen Bildungen in der Rachenhaut, sondern ich rechne dazu auch alle jenen scholligen verschiedenartigst geformten Gebilde — Spindeln, Ringe und Walzen — welche sich bei allen Föten in mehr oder minder grosser Anzahl in den Rachenweichteilen nachweisen lassen. Bei allen diesen Erscheinungsformen der Chordascheide bemerken wir stets dieselbe homogene strukturlose Beschaffenheit der Substanz, konstatieren aber andererseits gewisse Unterschiede in ihrem färberischen Verhalten, indem sich die regelmässigen homogenen Grenzbänder durch Hämatoxylin mit der bläulichen Grundfarbe färben, während die homogenen Scheidengebilde in der Rachenhaut fast immer die Gegenfarbe des sauren Färbestoffes — Säure-

braun, Eosin — aufnehmen. Der Annahme, dass es sich dabei um gleichartige gewebliche Gebilde handle, wird dadurch zunächst widersprochen. Es gelingt aber mit Giesonscher Farbmischung eine völlig gleiche, rote Färbung sowohl bei der bandartigen Scheide, wie auch bei den homogenen Chordaschollen in der Rachenhaut, darzustellen. Der Grund weshalb bei gewöhnlicher Färbung in einem histologisch gleichartigen Gewebe der basische Hämatoxylinfarbstoff in gewissen Partien eine Affinität vorfindet, welche anderswo fehlt und durch eine andere Farbreaktion ersetzt ist, dürfte wohl in dem Umstand zu suchen sein, dass wir es hier mit einem Gewebe zu tun haben, dessen einzelne Teile sich in offener Rückbildung befinden. Ich denke mir nämlich, dass ursprünglich in allen Partien der Chordascheide eine durch ihre Affinität zu Hämatoxylin ausgezeichnete, vielleicht mucinartige oder elastische Substanz vorhanden ist, dass dieselbe aber durch den fortschreitenden Degenerationsprozess zerstört oder chemisch unwirksam gemacht wird. Die homogenen Schollen dürften eben, was ja auch durch ihre totale Umwandlung in der Gestalt gekennzeichnet ist, in ihrer degenerativen Veränderung weiter vorgeschritten sein, als die andere ursprüngliche Form der Chordascheide, und die betreffende färberisch ausgezeichnete Substanz früher verloren haben als jene. Für diese Annahme spricht übrigens auch die Tatsache, dass hier und da in den scholligen Scheidenbildungen anfangs noch kleine Partien gefunden werden, die sich mit Hämatoxylin blassblau färben oder eine Art Übergangsfarbe, bläulichgelb, zeigen, und dass andererseits in den homogenen Scheidenbändern streckenweise bereits die bläuliche Färbung fehlt und durch die acidophile Gegenfarbe ersetzt wird, wodurch dann ein scheckiges Aussehen zustande kommt.

In den knorpeligen Kanalabschnitten der Chorda dorsalis kann die Bildung einer Scheide nicht nachgewiesen werden.

Wohl finden sich scharfe, gewellte und geradlinige Konturen an der Innenfläche der Knorpelwand, aber sonst sieht man nirgends etwas, was als differenzierte Scheide gedeutet werden könnte. Auch später nach Bildung der Zwischenwirbelscheiben findet sich nichts dergleichen. Dieser Umstand erschien mir recht verwunderlich, zumal doch häufig ein direkter Übergang von bandartigen oder streifenförmigen Scheidenbildungen in die Innenkontur des Knorpelkanals oder in die Knorpelsubstanz selbst sich konstatieren lässt. Aus solchen Befunden darf man vielleicht folgern, dass hier und da, besonders an den Chordaaus- resp. -Eintrittsstellen, die Zellen Scheidensubstanz produzieren, und dass dieselbe bald mit der Knorpelwand mehr oder weniger verschmilzt. Es finden sich Bilder in obigen Protokollen, welche als Stütze für diese Annahme verwertet werden können, z. B. bei Fötus I und III, wo wir im Chordakanal des Grundknorpelendes enge Beziehungen zwischen den zipfeligen Ausläufern der Chordazellen und schmalen homogenen Auflagerungen der Knorpelinnenwand konstatieren können. —

Einer kurzen Erwähnung und Besprechung bedarf noch die Chordazwischensubstanz. Wir finden sie als blau und blassgrau gefärbte, homogene, gekörnte oder faserige und streifige Masse überall im Verlauf der Chorda dorsalis, bald in grösserer, bald in geringerer Menge in der Umgebung des Zellstrangs verteilt, meist jedoch nur, solange derselbe von einer festen und einigermaßen einheitlichen Begrenzung — Chordascheide oder Knorpelwand — umschlossen ist; und nur selten konstatieren wir sie in nennenswerter Menge dort, wo diese Umgrenzung fehlt. Wir sehen sie auch in vereinzelten Fällen in Form feiner, tiefblauer Fasern zwischen den Chordazellen der Halswirbelsäule bei älteren Föten, und hier auch gelegentlich als blaue homogene und durchsichtige Schollen im Innern einzelner Vacuolen.

Bei Fötus I—III bemerken wir noch nichts von Chordazwischensubstanz; ihr erstes Auftreten konstatieren wir bei Fötus IV. Von da ab finden wir sie bei allen Föten vor. Sie verschwindet aber auch hier — mit wenigen Ausnahmen — wieder überall dort, wo die äussere Begrenzung des Chordastrangs den einheitlichen Charakter eines Kanals verloren hat, und wo die Chordaherde isoliert, mitten im umgebenden Gewebe lagern. Dies sind die Momente, die wir aus unserer Beobachtungsreihe zur Verfügung haben, um über Wesen und Herkunft der Chordazwischensubstanz Aufschluss zu gewinnen. Wir entnehmen daraus zunächst, dass dieselbe von den Chordazellen produziert wird, sobald diese eine gewisse Entwicklungshöhe im Stadium der Vacuolenbildung erreicht haben, und solange sie in grösserer Gemeinschaft von Scheide oder Knorpel eingeschlossen werden. — An sich bedeutet ja nun die Neigung und Fähigkeit der Chordazellen, eine Substanz abzusondern, keine neue, sondern eine der Embryologie und vergleichenden Anatomie längst bekannte Tatsache; beruht doch darauf, wie wir oben gesehen haben, die auch für das menschliche Chordagewebe charakteristische Vacuolisierung der Zellen. Studnička¹⁾, einer der neuesten Chordaforscher, sagt darüber, nachdem er den Vacuolisierungsprozess der Chordazellen mit der Umwandlung der Bindegewebszellen in Fettzellen verglichen hat: „Wie hier Fett, so wird im Innern der Chordazellen frühzeitig eine klare Flüssigkeit ausgeschieden, welche das Protoplasma stark an die Zellperipherie verdrängt.“ — Allerdings, von Zwischensubstanz, von einer extra- oder intercellulär produzierten Masse, findet sich nach den Angaben der Embryologen keine Spur bei den Tieren, bei denen die Chorda dorsalis eine abgeschlossene Entwicklung zeigt. Studnička weist ausdrücklich darauf hin, dass sich eine Intercellulärsub-

¹⁾ Studnička, Histologische Untersuchungen über Knorpel-Vorknorpel und Chordagewebe. Anatomische Hefte Bd. 21. Heft 2.

stanz bei den Chordazellen niemals vorfände. Halten wir nun alle diese Momente, welche uns embryologische Untersuchungen und unsere eigenen Befunde darbieten, zusammen, so ergibt sich die Folgerung, dass die Chordazwischensubstanz beim menschlichen Fötus ein Produkt der Chordazellen darstellt, welches für die in Rückbildung begriffene Chorda dorsalis eben dieser Species charakteristisch ist. Daraus lässt sich dann der weitere Schluss ziehen, dass der Prozess der Rückbildung dasjenige Moment ist, durch welches die Ausscheidung der Chordazwischensubstanz bedingt wird. —

Zwei Punkte bedürfen hier nun noch der Aufklärung. Der eine Punkt betrifft die engen Beziehungen, die wir mehrfach zwischen der homogenen Scheide und der Chordazwischensubstanz insofern feststellen konnten, als wir letztere in das homogene Grenzband ohne deutliche Grenze übergehen sahen. Nach unseren obigen Auseinandersetzungen haben beide Gebilde denselben Ursprung, sie sind beide als Ausscheidungsprodukte der Chordazellen anzusehen und zeigen im übrigen auch morphologisch vielfach eine gleiche Beschaffenheit. Der einzige Unterschied, der zwischen beiden besteht, betrifft einmal die Zeit ihres Entstehens; die Chordascheide ist bereits zu einer Zeit vorhanden, wo wir von einer Zwischensubstanz noch nichts bemerken; und dann unterscheiden sie sich voneinander noch dadurch, dass die Scheide ein differenziertes Gebilde darstellt, während die Chordazwischensubstanz sich als gleichmässige undifferenzierte Masse um die Chordakomplexe herum ausbreitet. Immerhin, obwohl es sich hier um substantiell gleichartige und genetisch nahe verwandte Gebilde handelt, bin ich doch der Ansicht, dass ein wirklicher Übergang der Chordazwischensubstanz in die differenzierte homogene Scheidenbildung den betreffenden Befunden nicht zugrunde liegt, sondern nur durch ein räumlich nahes Auseinanderliegen der beiden Gebilde vorgetäuscht wird. — Den zweiten Punkt,

den ich noch mit einigen Worten besprechen wollte, bildet die gewebliche Identifizierung der homogenen Chordastreifen in der Knorpelsubstanz der Halswirbelsäule und des Grundknorpels. Es gilt zu entscheiden, ob diese „Markierungsstreifen“ von der homogenen Scheidensubstanz, von der Zwischensubstanz oder von dem zusammenfliessenden Knorpel gebildet werden. Ich meine, sie beteiligen sich eben alle an der Bildung dieser Streifen. Am meisten jedenfalls dürfte der zusammendrängende Knorpel Material dazu liefern, und wir sehen ja auch mehrfach auf Übergangsbildern, dass die Knorpelwände des Kanals in Abständen in das Lumen des Kanals hinein sich vorschieben. Ausserdem aber finden wir in den knorpeligen Abschnitten des Chordakanals fast stets auch Zwischensubstanz in wechselnder Menge, und man wird daher annehmen müssen, dass auch sie bei der Bildung des definitiven homogenen Kanalverschlusses irgendwie Verwendung findet. Von der Scheidensubstanz wissen wir ja schon, dass sie in Form von Streifen, Auflagerungen und scharfer Konturenbildung besonders an den Knorpel- und -Austrittsstellen des Chordaverlaufs zu finden ist; also wird von ihr in den homogenen Chordastreifen ebenfalls etwas zu vermuten sein. Schliesslich aber wird man erwarten müssen, dass auch die, im Zuge durch den Knorpel eingeschlossenen, Chordazellen und ihre Reste — ihre Plasma- und Kernstoffe und der Inhalt ihrer Vacuolen, soweit es zur Absonderung einer solchen überhaupt kam — gelegentlich bei der Bildung der homogenen Markierungsstreifen im Knorpel ihren Anteil haben werden. Fassen wir nun alle diese vorauszusetzenden Bildungsanteile zusammen, so stellen sich die homogenen Verbindungsstreifen im Knorpelverlauf der Chorda dorsalis dar als eine aus Knorpelgrundsubstanz, Resten von Chordazellen, Chordazwischensubstanz und Teilen der homogenen Chordascheide gebildete Kittmasse, welche allmählich den Chordakanal provisorisch ausfüllt und später im weiteren

Entwicklungsgang zusammen mit dem umgebenden Knorpel durch Knochenbälkchen ersetzt wird.

3. Die Prinzipien der degenerativen Umwandlung des Chordastranges im Verlauf der fötalen Entwicklung.

Wir haben gesehen, wie sich die Chordazellen, die Chordascheide und die Chordazwischensubstanz bei den Föten unserer Untersuchungsreihe morphologisch verhalten, und es wurde mehrfach hervorgehoben, dass wir einen fortschreitenden Degenerationsprozess der betreffenden Gebilde vor uns haben. Ich will jetzt untersuchen, nach welchen Prinzipien sich die degenerative Umwandlung der geschilderten Chordaelemente vollzieht.

Mir scheint, es äussern sich in dem ganzen Umwandlungsprozess der Chorda dorsalis zwei wirksame Momente. Das eine ist der selbständige primäre und spezifische Entartungstrieb, welcher durch die naturgemässe Entwicklung der menschlichen Frucht der Chorda dorsalis auferlegt wird. Dieser Trieb ist gesetzmässig, und seine Wirkung wird sich überall in gleicher einheitlicher Weise konstatieren lassen, wo er durch äussere Einflüsse nicht gestört wird. Das andere Moment ist die sekundäre Beeinflussung, welche das in der Rückbildung begriffene Organ durch die im progressiven Sinne normalen Wachstums sich weiterentwickelnden Nachbargewebe erleiden muss. Dies Moment unterliegt keinem bestimmten Gesetz und kann deshalb gewissen Zufälligkeiten unterworfen sein, die sich sowohl in dem Zeitpunkt des Ablaufs als auch in seiner Extensität und Intensität bemerkbar machen werden. Es ist klar, dass sich diese beiden Momente nicht scharf gegeneinander abgrenzen lassen. Man wird nicht sagen können, bis hierher reicht die Wirksamkeit des primären Entartungstriebes, bis dort die der sekundären Beeinflussung durch die wachsenden

Nachbargewebe. Es wird sich vielmehr zeigen, dass beide Momente Hand in Hand gehen und die Folgen ihrer Einwirkung ineinander zusammenfliessen lassen. — Betrachten wir uns nun von diesen Gesichtspunkten aus unsere Befunde an den Elementen der Chorda dorsalis, so können wir die Wirksamkeit des primären spezifischen Entartungstriebes vor allem in der Umwandlung der Chordazellen verfolgen und zwar an den Stellen des Strangverlaufs, wo sich die successive Umbildung der Zellen durch alle drei Stadien ihres morphologischen Verhaltens hindurch verfolgen lässt und nicht schon vorher durch äussere Momente unterbrochen wird, also in den Chordakomplexen der Zwischenwirbelscheiben und in dem cranialen Ende des Grundknorpels. Den Ablauf dieser Zellumwandlung denke ich mir folgendermassen. Ursprünglich stellt sich die Chorda dorsalis dar als eine Säule indifferenter, unscharf konturierter Zellen. Allmählich bilden sich deutliche Grenzen heraus, die Einzelindividuen erhalten polygonale und rundliche Formen, welche in gleichmässigem Zellmosaik gelagert sind. Dann treten unter Absonderung einer spezifischen Flüssigkeit im Protoplasma Vacuolen auf. Die Vacuolisierung ist anfangs regulär; jede Zelle besitzt eine Vacuole, welche allmählich grösser wird und den Kern verdrängt. Bald hört, wohl unter dem Einfluss von Ernährungs- und Stoffwechselstörungen, die einheitliche Verteilung der Vacuolenflüssigkeit auf. Es kommt zur irregulären, multiplen Vacuolenbildung. Die Zellformen erleiden dadurch eine wesentliche Beeinflussung. Neben den polygonalen und rundlichen treten immer mehr schlanke, abgeplattete, cylindrische und gezipfelte Formen auf. Durch Zunahme der Vacuolenbildung wird das Protoplasma bald völlig konsumiert und an der Peripherie zusammengedrängt. Schliesslich findet sich von den Einzelindividuen nur mehr die derbe Randkontur. Dieselbe stellt entweder den Rest des Gesamtprotoplasmas dar; dann ist ihr der Kern direkt auf- oder ange-

lagert. Oder aber es findet infolge der multiplen perinucleären Blasenbildung eine Trennung des Protoplasmas statt in Endoplasma und Exoplasma; dann bildet letzteres allein die periphere Vacuolenwand und der Kern schwimmt mit oder ohne Endoplasmarest in der Mitte der Blase. (Studnicka¹⁾ hat bei seinen Untersuchungen an der tierischen Chorda auf diese Teilung des Zellprotoplasmas durch Vacuolenbildung hingewiesen.) Nunmehr — wir sind etwa am Ende des 3. Fötalmonats angelangt — führen weiter zunehmende Störungen in der Ernährungszufuhr eine Schrumpfung des Chordaparenchyms herbei. Die derben Randkonturen fallen zusammen, bilden zunächst noch ein feines Maschennetz und legen sich schliesslich in Form von unregelmässig durcheinander ziehenden oder parallel verlaufenden Protoplasmafasern strangartig aneinander. — Bei dieser eben geschilderten Form der Zellumbildung könnte es nun wirklich den Anschein haben, als ob in besagten Chordaabschnitten der primäre Entartungstrieb als alleiniges Moment und rein sich äusserte. Und wenn man die Störungen in der Ernährung, welche wir als auslösenden Faktor hinter den verschiedenen Phasen der Zellbildung stehen sehen, lediglich auf centralen, trophischen Anreiz zurückführte, so würde auch in der Tat jede weitere äussere Beeinflussung fehlen. Ich glaube aber doch, dass neben dem centralen, trophischen Anreiz, der ja auch eigentlich von dem Begriff eines durch den Entwicklungsgang bedingten specifischen Entartungstriebes untrennbar sein dürfte, oben erwähnte äussere Momente, gelegen im Verhalten der Nachbargewebe, bei dem Eintreten der Ernährungsstörungen eine Rolle spielen. Die Chorda dorsalis besitzt keine Gefässversorgung. In ihrem Gewebe circuliert der Saftstrom ohne präformierte Bahnen. Also muss man wohl als eine wesentliche Voraussetzung für einen gleichmässigen und ungestörten Ablauf der Ernährung die Kontinuität des Kanals und der

¹⁾ l. c.

darin enthaltenen Zellsäule ansehen. Dieselbe wird jedoch schon frühzeitig an mehreren Stellen des Chordaverlaufs gleichzeitig unterbrochen durch die Wachstumsbestrebungen des umgebenden Knorpels und Bindegewebes, und so sehen wir denn wirklich auch in den Zwischenwirbelhöhlräumen und im cranialen Grundknorpelende bei der Umwandlung der Chorda dorsalis eine Kombination des primären und des secundären Entartungsprinzips sich äussern, wenn auch das letztere nur indirekt und durch Fernwirkung. — Umgekehrt ist es der Fall in allen anderen Teilen der Chorda dorsalis. Die spezifische Entartung der Chordazellen lässt sich in ihren Anfangsstadien natürlich auch hier konstatieren. Weit im Vordergrund stehen aber die Einflüsse, welche die progressiven Entwicklungsvorgänge, in der Nachbarschaft, das Längen- und Dickenwachstum des Hals- und Kopfskelets und der zugehörigen Weichteile, auf die Veränderungen des Chordastrangs ausüben. — Ich will nun im folgenden der Reihe nach die betreffenden Abschnitte der Chorda dorsalis daraufhin untersuchen und mit ihrem Verlauf in den Wirbelkörpern der Halswirbelsäule und im caudalen Abschnitt des Basalknorpels beginnen. Wir finden, dass sich in den betreffenden Teilen des Chordakanals schon frühzeitig partielle Verengerungen durch Zunahme der Knorpelgrundsubstanz einzustellen pflegen, und dass sich aus denselben bald ein teilweiser oder gänzlicher Verschluss des Knorpelkanals entwickelt. Gleichzeitig damit geht auch eine Streckung der betreffenden Knorpelpartien einher. Der Einfluss auf die darin verlaufende Chorda dorsalis ist ein doppelter. Einerseits wird ihr Zellstrang allseitig zusammengepresst und andererseits unaufhaltsam ausgereckt, weil an den Enden der verengten Kanalabschnitte die Chordasäule eingeklemmt und fest fixiert wird. Auf diese Weise kommt es neben der Kompression früher oder später zu einem Zerreißen des Strangs. In der Tat sehen wir überall in den enger und länger werden-

den Wirbelkörperkanälen die Strangteile der Chorda zuerst dünner werden und konstatieren, dass gleichzeitig oder bald danach die Kontinuität des Strangs unterbrochen wird. Wir bemerken übrigens auch, dass sowohl der Zeitpunkt als auch die Lokalisation und Ausdehnung dieser Befunde ausserordentlich schwankend sind, dass dieselben bei einem längeren Fötus häufig noch nicht so vorgeschritten sind wie bei einem kürzeren Objekt, und dass bald hier, bald an einer anderen Stelle die Kanalerweiterungen mit Verengerungen abwechseln. Jedenfalls aber ist der Einfluss aller dieser Veränderungen auf die Chordazellen unverkennbar. Meist passen sie sich anfangs dem raumbeengenden Moment dadurch an, dass sie sich zu spindeligen, zipfeligen Gebilden umformen. Die Vacuolen in dem teils gekörnten, teils dichten, scholligen Protoplasma sind spärlich und lang ausgezogen. Die Kerne liegen eng beieinander, parallel oder kreuz und quer, wie aufeinander geschoben. Und dann, bei zunehmender Einengung des Kanallumens werden die Kerne zackig und klumpig und das Protoplasma, dessen Grenzen verschwimmen und verloren gehen, wird brüchig und bröckelig. Später finden sich in dem homogenen Streif, der den früheren Kanalverlauf andeutet, nur noch schattenhafte Zell- und Kerntrümmer als letzte nachweisbare Reste des Chordastrangs; zum Schluss verschwinden auch diese darin gänzlich. An anderen Stellen, wo der Kanal sich längere Zeit hindurch weit, oder gar ausgebuchtet hält, da kommt es noch zu einem bemerkenswerten Fortschritt im Sinne des primären spezifischen Entartungstriebes, so dass sich noch die irreguläre multiple Vacuolisierung in voller Stärke nachweisen lässt. Schliesslich aber müssen auch diese Strangpartien dem andrängenden Knorpel weichen. Bei keinem der untersuchten Föten bleibt im Knorpel der Halswirbelkörper oder im caudalen Abschnitt des Os occipitale auch nur ein kleiner Teil der Wirbelsaite, der es in seiner degenerativen Umwandlung über die irregu-

läre Vacuolenbildung hinaus und bis zum Stadium der Faserbildung gebracht hätte. — Eine, vielleicht durch Zufall bedingte, Abweichung stellt der Epistropheus bei Fötus XV dar, wo wir in einem mässig weiten Kanalabschnitt die Chordazellen im Zustande der faserigen Umwandlung vorfanden. — Einen anderen Ablauf nimmt die Rückbildung des Zellstrangs im Ligament. suspens. und in der Rachenhaut; und zwar wohl deswegen, weil hier das Längenwachstum mit seinem Einfluss auf die Chorda dorsalis weitaus im Vordergrunde steht, während das Dickenwachstum wegen der Nachgiebigkeit und Elastizität der Gewebe von untergeordneterer Bedeutung bleibt. Da die Befunde in dem Ligament. suspens. und in der Rachenhaut nach mancher Richtung hin voneinander abweichen, müssen beide Partien gesondert betrachtet werden. Die Entfernung zwischen dem Chordaaustritt im Zahnfortsatz des Epistropheus und dem Eintritt in die Substanz des Grundknorpels schwankt ausserordentlich. Bei allen Föten aber muss sie durch das starke Längenwachstum des caudalen Grundknorpelendes eine rasch zunehmende Vergrösserung erfahren, und das um so mehr, je weiter cranialwärts der Chordaeintritt auf den Rücken des Os occipitale hinaufgeschoben ist. Aber auch in den Fällen (Fötus IV, V und VII), wo der Eintritt des Zellstrangs gleich am Anfang des Grundknorpels oder gar unmittelbar in seine caudale Gelenkrundung hinein sich zeigt, muss die erhebliche Bindegewebiszunahme im Ligament. zu einer zunehmenden Streckung der Wirbelsaite führen. Während die Chordascheide vermöge einer gewissen Elastizität sich der Dehnung anpassen vermag, tritt in dem Chordastrang frühzeitig eine Lockerung, Lösung und Versprengung der Zellindividuen zutage. Die Folge davon ist, dass wir im Ligament. suspens. schon in frühen Entwicklungsstadien die Chordazellen nur in isolierten Komplexen, in kleinen Gruppen und ganz vereinzelt vorfinden. Die Lockerung und Versprengung der Zellen wiederum ziehen

die ausserordentliche bunte Umgestaltung der Zelleiber nach sich, weil dadurch das Protoplasma zuerst direkt verzerrt und verzogen wird, und weil sich dann die irreguläre, multiple Vacuolisierung allerorten in den Zellen etablieren kann, ungehemmt durch irgendwelchen Gegendruck. Das weitere Schicksal dieses Chordaabschnittes besteht in einem allmählichen restlosen Untergang der gesamten Chordaelemente. Im Ligament. suspens. bei Fötus XVI finden wir von ihnen keine Spur mehr vor. — In genau derselben Weise, nur in sehr viel höherem Grade spielen sich die Einwirkungen des Wachstums auf die Chorda dorsalis in der Rachenhaut ab. Auch hier steht der Einfluss des Längenwachstums im Vordergrund; aber daneben macht sich hier die Dickenzunahme der Weichteile in ihrer Einwirkung auf die Chorda mehr bemerkbar wie im Ligament. suspens. — Um nun diese Wechselbeziehungen zwischen den Wachstumsvorgängen und den Chordaveränderungen in der Rachenhaut verständlich zu machen, sei mir gestattet, eine kurze entwicklungsgeschichtliche Auseinandersetzung einzuschieben. Ich muss dabei auch die bis in die neueste Literatur hineinreichende alte Streitfrage eben berühren, ob man die Chorda dorsalis von dem Entoderm oder von dem Mesoderm herleiten solle. Diese Frage ist auch heute anscheinend noch nicht entschieden¹⁾ und ich denke natürlich auch nicht im entferntesten daran, meinerseits eine bestimmte Ansicht zu äussern. Ich möchte aber hier auf einen Befund hinweisen, den ich bei Fötus I erhoben und in der 1. Zeichnung festgelegt habe. Wir sehen dort, dass die Chorda dorsalis durch einen weit offenen, von homogener Scheide begrenzten Trichter mit der Rachenschleimhaut in direkter Verbindung steht. Leider ist, durch den intra-uterinen Macerationsprozess,

¹⁾ Studnicka (l. c.) u. Friedrich Krauss, Über die Genese des Vorderknorpels der Urodelen und die Natur des Chordagewebes. Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. 73.

oder infolge zu später Fixierung, das Epithel bis auf ganz kümmerliche Reste verloren gegangen. Wir hätten sonst wahrscheinlich ein Bild vor uns gehabt, welches den direkten Zusammenstoß zwischen dem Oberflächenepithel der Rachenhaut und dem Zellstrang der Chorda dorsalis hätte veranschaulichen können. Dies durch eine ausgiebige Rekonstruktion des Epithels im Bilde darzustellen, fühlte ich mich ja wohl stark versucht; ich habe es aber nicht getan und nur die wirklichen Verhältnisse wiedergegeben. Jedenfalls geht aus denselben mit Sicherheit hervor, dass in einem frühen Entwicklungsstadium beim menschlichen Fötus die Chorda dorsalis mit der Rachenoberfläche an einer Stelle eng zusammenhängt, resp. mit ihr verschmilzt; und zwar befindet sich diese Stelle ziemlich genau über der Mitte des Occipitalknorpels in dem betreffenden Grössenstadium. Ob nun aus dieser Tatsache der Schluss gezogen werden kann, dass die Chorda dorsalis aus dem Entoderm hervorgeht, lasse ich dahingestellt. Mir genügt es für den Rahmen meiner Auseinandersetzung konstatiert zu haben, dass die Chorda dorsalis während ihres bogenförmigen Verlaufs in der Rachenhaut an einer bestimmten Stelle fixiert ist. Man wird vielleicht einwenden, dass diese Verbindung zwischen Chorda und Rachenoberfläche einen vereinzelter, zufälligen Befund darstellen könnte. Und der Umstand, dass bei dem Fötus II von $2\frac{1}{2}$ cm Körperlänge auch nicht die geringste Andeutung eines ähnlichen Zusammenhangs bemerkt werden konnte, scheint zunächst ja dafür zu sprechen. Ich meine jedoch, dass der Befund bei Fötus II in diesem Punkte eine Beweiskraft nicht besitzt, weil es sich offenbar um eine im Gebiet des Grundknorpels abnorm entwickelte Frucht handelt; wenigstens wüsste ich sonst die ungewöhnlichen Knorpelmassen an der Rückenfläche des Os basilare nicht zu deuten. Dagegen sind die Ergebnisse bei allen übrigen Föten in dieser Hinsicht beachtenswert und, im Zusammenhang mit dem Befund bei Fötus I, für die Annahme einer Chordafixation an der Rachen-

oberfläche beweisend. Zunächst finden wir bei einem Teil der Föten die Chordaherde der basalen Zellschicht der Rachen-schleimhaut dicht anliegend, entweder in direkter Berührung oder doch nur durch ein paar Bindegewebsfibrillen von ihr getrennt. Und bei dem anderen Teil unserer Untersuchungs-objekte sehen wir das Rachenepithel grubenartig rückwärts eingestülpt, der Austrittsstelle der Chorda aus dem Grundknorpel schräge gegenüber, und bemerken an der Grubenkuppe auf-gehängt, dicht daran oder in geringer Entfernung, charakteristische Chordasubstanz in herdförmiger Isolierung. Alle diese Befunde lassen doch nur die Deutung zu, dass die Chorda ursprünglich auch hier mit der Rachenoberfläche in engem Zusammenhange gestanden hat und dort an einer Stelle angeheftet blieb. — Kehren wir nach dieser Feststellung zum obigen Ausgangspunkt zurück, zu den Wechselbeziehungen zwischen Wachstum und den Chordaveränderungen in der Rachenhaut! Es ist klar, dass durch das Längenwachstum des Grundknorpels die beiden Fusspunkte des Chordabogens in der Rachenhaut, die caudale Austrittsstelle und der Eintritts-ort am cranialen Ende, allmählich immer weiter voneinander entfernt werden, und dass ausserdem noch durch das Dicken-wachstum der Rachenweichteile die Fixationsstelle an der Rachenoberfläche von den beiden ventralen Fusspunkten ab-gedrängt wird. Dieser zwiefachen Anspannung kann natürlich weder Zellstrang noch Chordascheide lange Stand halten. Es kommt zu Einrissen des Scheidenbandes und zu völligem Zer-reissen des Chordastranges, wahrscheinlich an mehreren Stellen zugleich. Die Wirkung von dieser gewaltsamen Gewebsstörung und das weitere Schicksal der Chordaelemente lässt sich an den Befunden der Untersuchungsreihe glatt ablesen. Die Scheideneinrisse haben zunächst einen partiellen Austritt von Chordazellen zur Folge. Diese „Chordahernien“¹⁾ finden sich

¹⁾ Froriep, l. c.

hier naturgemäss nur an der konvexen äusseren Fläche des Chordabogens, weil nur hier durch die zuerst eintretende stärkere Spannung die Vorbedingung für die Einrisse gegeben wird. Wir können die herniösen Zellaustritte bei mehreren Föten konstatieren und zwar nicht bloss in der Rachenhaut, sondern auch im Ligament. suspens., natürlich auch da nur an der äusseren konvexen Fläche des kurzen bogenförmigen Verlaufs. Mit dem gänzlichen Zerreißen der Scheide in kleine Stücke wird natürlich der grösste Teil des vorher schon fragmentierten zelligen Inhalts nackt zwischen die Bindegewebsfibrillen geschleudert. Eine kleine Anzahl von Chordazellen wird in Gruppen von den sich zusammenballenden Fragmenten der Chordascheide umfasst und eingeschlossen. Nur an den Ein- und Austrittsstellen der ventralen Grundknorpelfläche bleiben bei vereinzelt Föten zunächst noch längere und kontinuierliche Züge vom Chordastrang und homogener Grenzscheide bestehen. — Die erste Folge von allen diesen Vorgängen ist naturgemäss ein Zugrundegehen der entblösst im Bindegewebe liegenden Chordazellen. Von ihnen finden wir bei den längeren Föten keine Spur mehr vor. Das Gleiche gilt von den „Chordazellbrüchen“. Ich denke mir, dass sie vom Bindegewebe erdrückt werden. Über das degenerative Stadium der irregulären Vacuolisierung dürften sie jedenfalls schwerlich hinauskommen. Länger halten sich die Chordazellen, welche in den homogenen Scheidenschollen eingeschlossen sind. An ihnen lassen sich noch längere Zeit hindurch die Einwirkungen des spezifischen Entartungstriebes in Form weitgehendster multipler Vacuolenbildung verfolgen. Das Endstadium dieser Zellen dürfte in denjenigen Zellresten zu erblicken sein, welche nur aus einem kleinen eckigen, dunkel gefärbten Kern und mehreren davon ausgehenden, ganz feinen und bläschenförmig darum gruppierten Fasern bestehen. Auch diejenigen Chordazellen, welche in den teilweise gut erhaltenen Kanalabschnitten liegen,

bleiben in einfachen und mehrfachen Reihen geordnet noch längere Zeit nachweisbar, und auch sie haben Gelegenheit, sich durch Vacuolenbildung spezifisch umzuformen. Die Reste von diesen Zellen präsentieren sich wohl in den kurzen einzeiligen Zellreihen, welche wir bei älteren Föten bei genauem Zusehen mit stärkstem System hier und da in Begleitung von dünnen homogenen Streifen zwischen den Bindegewebsfibrillen vorfinden, bestehend aus rundlichem, blassem Kern und feinen, darum gruppierten Vacuolenwänden. Also auch hier hat der dauernde Elastizitätsdruck der wachsenden, sich dehnenden Weichteile den völligen Untergang der Chordazellen herbeigeführt. Das letzte Überbleibsel von ihnen, welches wir bei unserem ältesten 25 cm langen Fötus in der Rachenhaut konstatieren, besteht lediglich aus einem blassgefärbten, schmalen homogenen Streif, in dem nur noch einige schattenhafte Vacuolenringe zu erkennen sind. —

Einen Punkt habe ich bei meinen Erörterungen über die degenerative Umwandlung der Chorda dorsalis bisher völlig ausser acht gelassen, nämlich die Rolle und Bedeutung, welche der Chordazwischensubstanz bei allen diesen Vorgängen zuzuschreiben ist. — Wir haben oben auseinandergesetzt, dass die Chordazwischensubstanz als ein Ausscheidungsprodukt des entartenden Chordaparenchyms aufzufassen ist, und dass sie als solches einen wesentlichen Unterscheidungspunkt darstellt zwischen der tierischen vollentwickelten und der menschlichen degenerierenden Wirbelsäule. Den Vorgang der Ausscheidung selbst hat man sich wohl so vorzustellen, dass die Chordazellen durch excessive Flüssigkeitsproduktion und Vacuolenbildung die Zellhülle sprengen, zugrunde gehen und den Vacuoleninhalt nach aussen in das Kanallumen oder in die intercellulären Spalten hinein entleeren. Solange die Zelle ihr Flüssigkeitsprodukt selbst beherbergt, verhält sich dasselbe, wie oben bereits erwähnt wurde, optisch und färberisch indifferent. Der

Inhalt der Vacuolen bleibt durchsichtig und farblos. Nur in vereinzelt Fällen konstatieren wir auch innerhalb der Chordavacuolen leichte Blaufärbung des homogenen Inhalts; doch handelt es sich dabei stets um grössere Blasengebilde, welche durch Verschmelzen mehrerer kleinerer Blasen derselben Zelle oder verschiedener Zellen entstanden sind und so einen Übergang zu intercellulären Gewebslücken darbieten. Mit dem Moment nun, wo die Vacuolen ihren Inhalt nach aussen entleeren, tritt eine gewisse, in ihrem Wesen wohl schwer zu definierende chemische und konsistente Veränderung desselben ein, wodurch seine Durchsichtigkeit verloren geht und eine Affinität zu bestimmten Farbstoffen hinzutritt (Blaufärbung mit Hämatoxylin; Rotfärbung mit van Gieson). Die bald körnige, bald streifige oder faserige Beschaffenheit der Chordazwischensubstanz ist als Folge der Fixierung und Färbung anzusehen; in natürlichem Zustande muss man sie sich wohl glasig, homogen vorstellen. — Oben wurde bereits angedeutet, dass die Chordazwischensubstanz nur in den durch Knorpel oder Scheidengebilde abgeschlossenen Kanalabschnitten in nennenswerter Menge gefunden wird, und dass sie überall dort verschwindet, wo diese Umgrenzung verloren geht. Einen Unterschied in der Produktionsfähigkeit anzunehmen zwischen den in Hohlräumen abgeschlossenen und den mitten im Bindegewebe befindlichen Chordazellen ist wohl schwerlich angängig. Auch konstatieren wir ja die weitgehendste Vacuolenbildung, das Kennzeichen des Ausscheidungsvorganges hier ebenso wie dort. Also muss wohl in der Beschaffenheit der Umgebung der Grund für die Ansammlung und das Verschwinden der Chordazwischensubstanz gesucht werden. Aus den mit Knorpelsubstanz umgebenen und untereinander abgeschlossenen Chordahöhlen kann natürlich der abgesonderte und ausgestossene Zellinhalt nicht entweichen; es muss zur Stagnation desselben kommen, solange bis der unaufhaltsam zusammengdrängende Knorpel jede Lich-

tung des Chordakanals ausfüllt. Ebenso wird auch das homogene Scheidenband in den eingescheideten Partien des Chordaverlaufs eine Ansammlung der Chordazwischensubstanz bewirken müssen, weil durch die Lücken der Scheide nur ein Teil dieses, als zähflüssige Masse zu denkenden, Produktes entweichen kann und sonst eine Verteilung in die Nachbarschaft unmöglich sein dürfte. Anders verhält es sich mit den Chordaherden, welche inmitten des Bindegewebes gelagert sind. Hier tritt die Chordazwischensubstanz direkt zwischen die Bindegewebszellen und kommt so in den lebhaften Säftestrom und Stoffwechselaustausch dieses in normalem Wachstum befindlichen Gewebes hinein, von dem sie spurlos resorbiert wird. Diejenigen Chordazellen, welche in den homogenen Schollen der Rachenhaut eingelagert sind, müssten ja wohl nach diesen Auseinandersetzungen mit Chordazwischensubstanz umgeben sein, weil sie von undurchlässiger Scheidensubstanz umschlossen sind. Wenn wir trotzdem bei ihnen jedes Ausscheidungsprodukt vermissen, wie es ja nach obigen Befunden in der Tat meist der Fall ist, so liegt das wohl daran, dass sie schon zur Zeit ihres Einschlusses in ihrer blasigen Rückbildung soweit vorgeschritten waren, dass von einer Absonderung überhaupt nicht mehr die Rede sein konnte. Auffällig bleibt nun noch, dass einerseits bei vereinzelt Föten auch abgeschlossene Kanalabschnitte im cranialen Grundknorpelende mit vacuolendurchsetzten Zellsträngen absolut frei von Zwischensubstanz sich erweisen, und dass andererseits bei einem einzigen Fötus sich Chordazwischensubstanz auch ohne Vorhandensein einer nachweisbaren Chordascheide angesammelt hat. Dieser offenkundige Widerspruch ist in den ersteren Fällen nur dadurch zu erklären, dass man ungewöhnliche günstige Resorptionsbedingungen in dem betreffenden Kanalabschnitt oder eine besonders dünne, leicht resorbierbare Beschaffenheit der produzierten Substanz annimmt. In dem anderen erwähnten Falle

wird das widerspruchsvolle Verhalten wohl nur vorgetäuscht. Das Vorhandensein einer bandförmigen homogenen Chordascheide im Ligament. suspens. ist von Fötus II an ein zu konstanter, regelmässiger Befund, als dass man einen plötzlichen Defekt desselben so ohne weiteres hinnehmen sollte. Es war oben schon davon die Rede, dass durch nahes räumliches Aneinanderlegen der Chordazwischensubstanz an die homogene Grenzscheide mehrfach ein direkter Übergang in dieselbe vorgespiegelt werden konnte. Ich bin der Meinung, dass in dem betreffenden Falle der völlige Defekt der Chordascheide ebenfalls nur vorgetäuscht wird, indem die Chordazwischensubstanz in den Randpartien durch ein besonders konsistentes Verhalten die Differenzierung des Scheidenbandes optisch unmöglich macht. —

Wie kommt es nun, so könnte man hier fragen, dass bei der tierischen Chorda, wo doch dauernd im Centrum der Zellsäule grossblasige, mit ihrem Ausscheidungsprodukt gefüllte Individuen unter Abgabe ihres Inhalts zugrunde gehen und von der Peripherie her durch das Chordaepithel ersetzt werden, keine Zwischensubstanz zu konstatieren ist. Müsste nicht, wenn unsere Ansicht von Wesen, Herkunft und Verbleib der Chordazwischensubstanz bei der menschlichen Chorda dorsalis zu Recht bestände, bei der tierischen Wirbelsäule diese Substanz ebenfalls vorzufinden sein? Gewiss liegt darin ein Widerspruch; aber ich meine, man darf füglicherweise die Verhältnisse des Stoffwechsels bei der auf der Höhe ihrer Ernährung und Funktion stehenden tierischen Chorda nicht vergleichen mit demselben Organ beim menschlichen Fötus, welches in der Ernährung gestört und von der Funktion ausgeschaltet, der Rückbildung anheimfällt und naturgemäss nur einen sehr dürftigen Stoffwechsel aufzuweisen hat. In dieser Beleuchtung dürfte der Widerspruch im Verhalten der tierischen und menschlichen Chorda dorsalis hinsichtlich der Chordazwischensubstanz seine

Erklärung finden, und es dürfte verständlich erscheinen, dass hier eine von den Zellen nach aussen produzierte Substanz stagniert und sich optisch und färberisch verändert, während sie dort, von einem regen Säftestrom fortgeführt, spurlos verschwindet. —

4. Epithelgrube in der Rachenschleimhaut — Bursa pharyngea- — und Ligamentum occipitopharyngea. (Froriep).

Die Epitheleinstülpungen in der Rachenhaut und die engen räumlichen Beziehungen zwischen den scholligen Chordaherden und der eingestülpten, sowohl wie der eben ausgebreiteten Schleimhaut sind bereits oben besprochen worden, und es wurde der Schluss daraus gezogen, dass die Chorda dorsalis zu einer bestimmten Zeit der Entwicklung mit der Rachenoberfläche eins gewesen sei. Wie wir aber auch aus den Protokollen oben entnehmen, finden sich diese Epithelgruben nur bei einem Teil unserer Untersuchungsobjekte vor. Sie zeigen sich, wenn wir den Fötus I mit seinem Chordatrichter an der Rachenoberfläche hinzuzählen, unter 16 Föten genau 9 mal, d. h. in über 50% der Fälle. Bei allen übrigen Objekten bleibt die Rachenschleimhaut glatt und eben, nur dass sie sich stets in flacher Bucht der ventralen Grundknorpelfläche nähert. Da nun die Einstülpung des Epithels nach der Procentzahl ihres Vorkommens durchaus nicht etwa eine zufällige Erscheinung darstellen kann, sondern anscheinend mit einer gewissen Gesetzmässigkeit und Regelmässigkeit wiederkehrt, so bedarf diese Verschiedenheit im Verhalten der Rachenschleimhaut der Aufklärung um so mehr, als dem gegenüber die nahen Beziehungen zwischen Rachenoberfläche und den verstreuten Chordaherden der Rachenhaut einen absolut konstanten Befund darstellen, sowohl bei ebener Ausbreitung, als auch bei grubenartiger Vertiefung der Schleimhaut. Und wenn wir nun mit unserer An-

sicht von der Fixierung der Chorda dorsalis Recht behalten sollen, so muss sich auch eine Erklärung dafür finden lassen, weshalb dieselbe in so und soviel Fällen mit Epitheleinstülpung verknüpft ist und in allen anderen Fällen ohne Vertiefung der Oberfläche einhergeht. In den ersten Entwicklungsstadien, welche wir untersuchten, bei Fötus I und III (Fötus II ist aus oben erwähnten Gründen nicht zu verwerten) bildet der Chordabogen in der Rachenhaut zusammen mit dem dazugehörigen Abschnitt des Basalknorpels ein Dreieck. Die beiden Fusspunkte des Dreiecksbogens, die Ein- und Austrittsstelle im Grundknorpel, stellen die Basis A B, ihre Verbindung mit dem Fixierungspunkt an der Rachenoberfläche die beiden Schenkel A C und B C dar. Während nun in der ersten Zeit der Entwicklung dieses Dreieck im ganzen etwa gleichschenkelig ist ($A C = B C$), verschieben sich die Masse der beiden Schenkel in den nächsten Stadien des Wachstums dadurch ganz ausserordentlich, dass die caudale Hälfte des Grundknorpels sehr schnell in die Länge wächst, während die craniale Hälfte in ihrer Länge fast vollkommen unverändert bleibt. Auf diese Weise muss der Schenkel A C grösser werden als B C ($A C > B C$). Gleichzeitig wird der Fixierungspunkt C an der Rachenoberfläche durch das Dickenwachstum der Weichteile von der Basis A B successive abgedrängt, wodurch neben der Verlängerung des Schenkels B C auch der Schenkel A C noch mehr in die Länge gezogen wird. Die Chordaschenkel A C und B C bestehen aus der elastischen Chordascheide und der eingeschlossenen Zellsäule. Die Fusspunkte A und B sind als absolut fest anzusehen, zumal sich ja der Knorpelkanal schon in der allerersten Zeit an den Chordaaustritts- und -Eintrittsstellen zu verengern pflegt. Der Fixierungspunkt C ist jedoch nicht als fest zu denken, sondern wohl bis zum gewissen Grade beweglich insofern, als die Nachgiebigkeit der Weichteile eine Annäherung an die Basis des Dreiecks gestattet. Stellen wir

uns nun vor, was sich unter diesen Vorbedingungen an der Chorda dorsalis und an der Rachenoberfläche abspielen muss. Der caudale Chordaschenkel wird durch die Verlängerung, welche er in doppeltem Sinne erleidet, in stärkere Spannung geraten und bemüht sein, eine weitere Entfernung seiner beiden Endpunkte voneinander zu verhindern. Zeigt nun der Chordastrang hier keine besondere Elastizität und Widerstandskraft, so wird er unter der zunehmenden Anspannung bald zerreißen und die Rachenoberfläche wird von den weiteren Wachstumsverschiebungen unbeeinflusst bleiben. Der Fixierungspunkt C bleibt im Niveau der ebenen Schleimhaut. In diesem Falle finden wir dann die homogenen Chordaschollen dicht unter der glatten Oberfläche. Zeigt der Chordastrang sich aber den Anforderungen der grösser werdenden Spannung eine Zeitlang gewachsen, so wird er den beweglichen Haftpunkt C im Sinne des verlängerten Schenkels AC fortbewegen und damit das Epithel caudalwärts einstülpen, solange, bis der Spannungsgrad die Elastizität des Chordaschenkels übersteigt und ihn endlich doch zum Zerreißen bringt. In solchen Fällen sehen wir dann später eine tiefe Epithelgrube, an deren Kuppe eine homogene Chordascholle sich mehr oder weniger dicht anlagert. —

Der Vergleich mit dem gleichschenkeligen Dreieck ist natürlich nicht wörtlich zu nehmen. Man muss sich dabei doch immer gegenwärtig halten, dass die Anheftung der Chorda an der Rachenoberfläche keine punktförmig begrenzte, sondern eine mehr oder weniger flächenhafte ist. An dem mathematischen Ablauf der Wachstumskonsequenzen in bezug auf die Chorda und die Rachenoberfläche wird dadurch nichts geändert. Indessen steht damit in Einklang, dass wir bei unseren Untersuchungen nicht nur eine, sondern häufig auch mehrere Chordaschollen dicht unter der ebenen Schleimhaut vorfinden, und dass neben dem homogenen Chordaherd an der Kuppe der Epithelgrube sich in den betreffenden Fällen

mitunter auch noch eine Strecke cranialwärts langgestreckte und röhrenförmige Chordaschollen, der Schleimhaut dicht anliegend, konstatieren lassen. — Noch eine Gewebsgruppe findet sich in der Rachenhaut als nicht ganz konstanter Nebenfund vor, der jedoch, wenn er vorhanden ist, offenbar mit den Chordaresten und der Rachenoberfläche, ebenen wie eingestülpten, in gewissen Beziehungen steht. Man bemerkt nämlich, dass in der grossen Mehrzahl der Fälle von einem gewissen Entwicklungsalter ab, in der Verlaufsrichtung der Chorda dorsalis vom Knorpelaustritt an bis zur Rachenoberfläche und von da meist noch eine Strecke weit unter der Schleimhaut entlang, Faserzüge von Bindegewebe auftreten, welche sich von dem übrigen Bindegewebe der Rachenhaut in mehreren Punkten unterscheiden. Schon durch ihre Gruppierung und ihren Verlauf heben sie sich aus der Umgebung heraus. Während das übrige Bindegewebe einen mehr lockeren, reticulären Charakter zeigt, bestehen diese breiteren oder schmäleren Faserzüge aus parallel und geschlängelt verlaufenden, dichten Fibrillenbündeln. Durch die Bildung der Einzelindividuen wird das abweichende Verhalten zur Umgebung noch verstärkt. Die Zellen sind länger und breiter gestaltet als die umliegenden Bindegewebszellen; sie sehen vielfach aus wie kleine geschlängelte Bänder, in denen lange, stäbchenförmige, an den Polen abgestumpfte, meist blass gefärbte Kerne liegen. Diese hervortretenden Faserzüge zeigen nun insofern Beziehungen zur Chorda dorsalis und der Rachenoberfläche, als sie die kontinuierlichen, strangartigen Chordagruppen begleiten, die isolierten homogenen Chordaschollen umfassen und miteinander verbinden, und endlich sich unmittelbar vor der grubenartig vertieften, sowohl wie vor der glatt ausgebreiteten Schleimhaut auffasern. — In dieser charakteristischen einheitlichen Form zeigen sich nun allerdings diese Faserzüge nur bei der Minderzahl unserer Föten. In den meisten anderen Untersuchungsobjekten finden wir sie nur in verein-

zelten kurzen und schmalen Fasergruppen wieder, vollkommen fehlen tun sie nur bei den ersten drei Föten. Bei den letzten sechs Föten unserer Untersuchungsreihe finden sich zwar die derben Fibrillenzüge in der Verlaufsrichtung der Chorda dorsalis auch vor; sie treten hier aber nicht so recht hervor, weil das Bindegewebe der Rachenhaut im ganzen bereits einen derberen parallelfaserigen Charakter angenommen hat. — Die beiden eben besprochenen Sondergebilde in der Rachenhaut menschlicher Föten sind in der embryologischen Literatur bereits bekannt. Die Epitheleinstülpung hat unter der Bezeichnung „Bursa pharyngea“ die Embryologen und vergleichenden Anatomen schon seit langem beschäftigt. Ihr Vorkommen im Zusammenhang mit der Chorda dorsalis hat, wie oben erwähnt wurde, als erster *Froriep*¹⁾ gewürdigt. Er sagt darüber wörtlich: „Das Präparat zeigt die Spitze einer embryonalen Bursa pharyngea eingesenkt in einen Haufen von Zellsträngen, welche der Retropharyngeal-Chorda angehören. Ein wirklicher Zusammenhang von Epithelzellen mit Zellen der Chorda ist zwar mit Sicherheit nicht nachzuweisen; es drängt sich aber bei der Untersuchung doch die Überzeugung auf, dass diese fast zur Berührung führende Aneinanderlagerung der beiden Gewebsindividualitäten keine gleichgültige sein kann. Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, dass in den Fällen, wo eine retropharyngeale Chordaanhäufung bis an das Epithel des Schlundkopfes vordringt, eine Beziehung zwischen beiden sich herstellt, welche die berührte Stelle der Schleimhaut oder ihres Epithels bei einer später etwa folgenden Abdrängung der Schlundwand von der Schädelbasis an dieser festhält und so jene trichterförmige Ausstülpung, die sog. Bursa pharyngea zur Entstehung bringt.“ Es ist erstaunlich, dass diese von *Froriep* geäußerte Vermutung eines entwicklungsgeschichtlichen Zu-

¹⁾ l. c.

sammenhangs zwischen Chorda dorsalis und der Bursa pharyngea in der Literatur keinen fruchtbareren Boden gefunden hat als es tatsächlich der Fall zu sein scheint. Der einzige, der diese Idee Frorieps wieder aufnahm, war 9 Jahre später Nebelthau¹⁾. Er sagt: „Ebenfalls scheint auch die Vermutung Frorieps, dass der Wirbelsaite die entwicklungsgeschichtliche Aktion zukomme, durch eine enge Beziehung zum Rachenepithel, eine gewisse Fixierung eines Teils seiner Zellen, jene trichterförmige Ausstülpung, die sog. Bursa pharyngea zur Entstehung zu bringen, durch den Befund meines Präparates eine Stütze zu finden.“ — In Hertwigs Handbuch der Embryologie von 1906²⁾ wird bei Besprechung der Bursa pharyngea von einem entwicklungsgeschichtlichen Anteil der Chorda dorsalis an ihrem Entstehen nichts erwähnt. Danach ist wohl anzunehmen, dass Göppert, der Verfasser dieses Abschnittes, die Ansicht Frorieps in diesem Punkte wohl gekannt, aber für noch nicht genügend gestützt gehalten hat. — Wenn mir auch schon von vornherein aus Frorieps und Nebelthaus Befunden die Annahme von der entwicklungsgeschichtlichen Aktion der Chorda dorsalis beim Zustandekommen der Bursa pharyngea plausibel genug erschien, so möchte ich doch heute auf Grund meiner Befunde und der darauf basierenden Erörterungen die Behauptung aufstellen, dass der entwicklungsgeschichtliche Zusammenhang zwischen Chorda und Bursa pharyngea nicht nur wahrscheinlich ist, sondern als erwiesen betrachtet werden kann. Denn selbst wenn der Befund bei Fötus I, den ich für besonders beweisend halte, und der in Zeichnung I niedergelegt ist, in seiner Art eine Seltenheit darstellen sollte — was ich zunächst nicht

¹⁾ Über die Gallertgeschwülste am Clivus Blumenbachii. Inaug.-Dissert. Marburg 1895.

²⁾ Hertwig, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre.

glaube — so geht doch daraus mit Sicherheit hervor, dass die Chorda dorsalis mit der Rachenoberfläche eine solch innige Verschmelzung, wie sie Froriep für die chordale Entstehung der Bursa pharyngea als wahrscheinlich annahm, tatsächlich eingeht. Und wenn man die übrigen konstanten Befunde von den engen räumlichen Beziehungen zwischen Chorda und Rachenepithel daneben hält, so bleibt eben keine andere Erklärung für die Entstehung der Bursa, als die oben geschilderte zwangsmässige Nachfolge des Epithels hinter dem sich successive verlängernden und anspannenden caudalen Schenkel der Chorda dorsalis. In einem Punkt liesse sich die obige Schilderung dieses Vorganges vielleicht noch ergänzen, indem man nämlich dem Rachenepithel gelegentlich noch eine aktive Beteiligung daran zuerteilte. Wir sehen in Fig. I, dass die Chordasäule in einen, an der Oberfläche sich öffnenden, homogenen Trichter mündet. Wenn nun allerdings das Epithel selbst in seiner Beziehung zu diesem Trichter wegen vorgeschrittener Maceration nicht zur Darstellung gelangen konnte, so spricht doch alles dafür, dass es im frischen, gut erhaltenen Zustande bis an den Trichterrand herangereicht haben dürfte. Da liegt denn doch die Annahme ausserordentlich nahe, dass in einem solchen Falle von primärer Trichterbildung der Chorda das Epithel, nach Zugrundegehen der oberflächlichsten Chordazellen, unter grubenartiger Vorstülpung den leeren Trichter aktiv auskleidet. Auf diese Weise würde dann nur die weiter caudalwärts gerichtete Vertiefung der Epithelgrube dem Zug des caudalen Chordaschenkels zuzuschreiben sein¹⁾. — Die Frage, ob man unter der betreffenden Epitheleinstülpung auch wirklich die Bursa pharyngea zu verstehen hat, scheint von der Embryologie in bejahendem Sinne beantwortet worden

¹⁾ Verf., Über die Genese der Bursa pharyngea embryonalis. Zeitschrift für Ohrenheilkunde etc. Bd. 62.

zu sein. Wenigstens sind die in Frage kommenden abweichenden Ansichten der Autoren (v. Luschka: Verlagerter Hypophysengang; Schwabach: Vertiefungen in der Rachen tonsille) widerlegt worden! — — Die differenzierten Fibrillenbündel in der Rachenhaut finden bei Froriep ebenfalls eine specielle Würdigung unter der Bezeichnung: Ligamentum occipito-pharyngeum. Dasselbe soll nach diesem Autor eine konstante Verbindung herstellen zwischen der caudalen Gelenkrundung des Os occipitale und der Bursa pharyngea resp. derjenigen Stelle, an welcher die Bursa im Falle ihres Entstehens gelegen sein müsste. In dieser Hinsicht stimmt ihm Nebelthau auf Grund seines Befundes nicht bei, und auch ich kann seine Ansicht von der Konstanz dieser Fibrillenbündel hinsichtlich ihres Vorkommens und ihrer Ausbreitung nicht teilen. Im übrigen habe ich mir über das Wesen und die Bedeutung der Fibrillenbündel in der Rachenhaut kein weiteres Urteil bilden können. Ich möchte aber bemerken, dass sie mir bei den älteren Föten unserer Beobachtungsreihe, wo die Kontinuität der Wirbelsaite längst verloren gegangen war, stets einen wichtigen Wegweiser darboten beim Auffinden der verstreut in den Rachenweichteilen liegenden Chordareste. Sobald die derben Bindegewebsfasern in der Schnittebene auftraten, konnte man auch auf das Erscheinen der isolierten Chordaherde rechnen. Es war dies um so wichtiger, als der Verlauf der Chorda dorsalis durchaus nicht überall an die Mittellinie gebunden ist. Ich habe im Gegenteil recht häufig gefunden, dass der Chordazug gelegentlich wesentliche Schlingelungen in der Frontalebene aufweisen konnte, so dass sich in solchen Fällen auf den ersten Schnitten der Zellstrang in der Halswirbelsäule und im cranialen Grundknorpelende nachweisen liess, und dann erst nach einer Unmenge weiterer Serienschnitte allmählich auch die verbindenden Elemente des Chordabogens in der Rachenhaut in Erscheinung traten. Jedenfalls geht aus unseren

und den in der Literatur niedergelegten Beobachtungen hervor, dass die Lokalisation der differenzierten Bindegewebszüge in der Rachenhaut stets aufs engste an die Verlaufsrichtung des in Stücke zerfallenen und in vollster Rückbildung begriffenen Chordastrangs gebunden ist; und ich möchte daher vermutungsweise die Ansicht äussern, dass vielleicht die Resorption der Produkte des chordalen Zellzerfalls bei den benachbarten Bindegewebsfibrillen den Anstoss zu der abweichenden Differenzierung abgegeben haben könne¹⁾. —

5. Die Chorda dorsalis und ihre Beziehungen zu Chordombildungen im reifen Organismus.

Wir haben oben gesehen, wie sich das Chordagewebe im Ablauf der Entwicklung von 2 cm Fötuslänge an umwandelt, und welche gewebliche Zusammensetzung der Zellstrang aufweist bei einem Fötus von 25 cm Länge. Was zunächst weiter aus den Chordazellen wird im Laufe der folgenden fötalen Weiterentwicklung, darüber stehen uns keine eigenen und auch keine anderweitigen Befunde zur Verfügung. Wir wissen aber, dass beim erwachsenen Individuum nicht gerade selten, nach Ribbert in 2% der Fälle, kleine, aus Chordazellen bestehende gutartige Neubildungen an der Sella turcica vorkommen. Zwischen dem letzten von uns beobachteten, etwa dem 5. Monat angehörenden Entwicklungsstadium der fötalen Chorda dorsalis und den blasigen Gebilden an der Schädelbasis Erwachsener liegt anscheinend eine lange, lange Zeit geweblichen Lebens, jedoch nur dann, wenn man den Zeitpunkt des Auffindens als massgebend für die Berechnung ansieht. Wie lange in Wirklichkeit die kleinen Chordome im Türkensattel bereits

¹⁾ Vergleiche dieselbe Arbeit in der Zeitschrift für Ohrenheilkunde etc. Bd. 62.

gesessen haben, lässt sich mit Sicherheit überhaupt nicht bestimmen. Ausgegangen sind sie jedenfalls, wie heute nach den Forschungen Ribberts¹⁾ wohl absolut feststeht, von den Chordazellen, welche bei der fötalen Anlage bis nahe an die Dura herangereicht haben. In unseren 16 Protokollen ist uns kein einziger Fall aufgestossen, in welchem die Chordazellen so weit cranialwärts vorgedrungen wären. Das Äusserste sind die vorgeschobenen Zellposten des Chordastrangs in Fall X, XI und XIV, die wir mitten im epiduralen Bindegewebe liegen sehen (Fig. 14 a u. b). Soweit ich mich übrigens davon überzeugen konnte, gehören auch in der Literatur die Fälle, wo das craniale Chordaende nach Durchbohrung des dorsalen Perichondriums mit der Dura selbst in Berührung tritt, zu einer ausserordentlichen Seltenheit. Dursy²⁾, der wohl sicher eine grosse Anzahl Föten untersucht haben dürfte, fand nur bei zwei Embryonen, dass die Chorda das dorsale Perichondrium durchbrochen hatte, und dass die dadurch blossgelegte Endwindung nur von Hirnhaut bedeckt war. — Es ist nun wohl kaum anzunehmen, dass durch ein weiteres Vordringen gegen die Dura auch eine wesentliche Änderung im morphologischen Verhalten der Chordazellen bedingt wird, und man darf daher vielleicht in den oben geschilderten und zum Teil in Zeichnungen festgehaltenen Chordazellgruppen in dem dorsalen Perichondrium diejenigen Zelltypen erblicken, welche das Ursprungsgewebe für die Chordombildung abgeben. Leider bot sich keine Gelegenheit, die am Dorsum des cranialen Grundknorpelendes versprengten Zellgruppen in ihrer Rückbildung bis zu dem Punkte zu verfolgen, welcher dem faserigen Stadium des Zellstrangs im Chordakanal der Os occipitale entsprochen

¹⁾ a) Centralblatt für allgem. Pathologie und patholog. Anatomie Bd. 5. Nr. 11. — b) Verhandlungen des Congresses für innere Medizin. 8. Congress S. 462.

²⁾ Dursy, Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Menschen und der höheren Tiere.

hätte. Wenn auch in der bindegewebigen Umgebung eine gewisse Vorbedingung zu kleinen Abweichungen in der äusseren Form vielleicht gegeben ist, so können wir aber doch wohl annehmen, dass eine allzugrosse Differenz in der Umwandlung sich nicht gezeigt haben würde. Um so überraschender ist der grosse Unterschied zwischen dem, was wir nach dieser Erwägung und auf Grund unserer Feststellungen an der fötalen Chorda im Falle einer chordalen Geschwulstbildung erwarten mussten, und dem, was sich uns bei den gutartigen Chordomen an der Schädelbasis in Wirklichkeit präsentiert. — Hier dürfte es nun angebracht sein, eine kurze histologische Beschreibung von einem gutartigen Chordom einzuschieben: Bei schwacher Vergrösserung sieht man ein Gewirr von grösseren und kleineren, verschieden gestalteten, unregelmässigen Hohlräumen, deren Septen bald derb und dick, bald ganz fein ausgezogen und dünn sind und aus einer mit Hämatoxylin blauviolett gefärbten, teils feinkörnigen, teils homogenen oder fasergien Substanz bestehen. In diesem System von Hohlräumen und Septen liegen unregelmässig bald dicht, bald mehr vereinzelt Zellen von unbestimmtem Charakter. Die starke Vergrösserung zeigt, dass die Zellen zu einem Teil in den Hohlräumen wandständig liegen, zum anderen in die Grundsubstanz eingelagert sind. Das Protoplasma der ersteren Sorte ist zart und läuft in feinen Fasern aus, welche in die Septen der Grundsubstanz übergehen. Die Form dieser Zellen ist dementsprechend sichelförmig oder sternförmig, spindelig oder dreieckig ausgezogen. Die anderen Zellexemplare sind in ihrer Form rundlich oder polygonal und heben sich in nicht sehr scharfen Umrissen durch ein helleres Aussehen aus der umgebenden Masse der Grundsubstanz hervor. Die Zellkerne sind rundlich und oval, chromatinreich. Bei ihnen fällt eine starke Ungleichheit in der Grösse auf. — Diese Schilderung eines gutartigen Chordoms habe ich meiner Arbeit über einen Fall von malignem Chordom entnommen,

wo ich durch einen Vergleich die Gleichartigkeit zwischen einem durch Sektion und Untersuchung festgestellten gutartigen Chordatumor mit der zu diagnostizierenden bösartigen Geschwulst zu statuieren suchte. Auf die im Text dort beigegefügte Zeichnung möchte ich hier verweisen¹⁾. — Ribbert²⁾ sagt in seinem Lehrbuch der allgemeinen Pathologie über die gutartigen Chordageschwülste folgendes: „Das Chordom besteht entsprechend der embryonalen Chorda und ihren in den Zwischenwirbelscheiben vorkommenden Resten aus grossen, hellen Zellen, die im Protoplasma einzelne oder viele, runde, mit durchsichtigem Inhalt gefüllte Vacuolen besitzen und zwischen sich in wechselnder Masse eine homogene Zwischensubstanz ausscheiden. Demgemäss erscheinen die Chordome makroskopisch als gallertige, durchscheinende, sehr weiche Neubildungen. Sie entstehen nur in nächster Beziehung zur Wirbelsäule und sind bisher — mit verschiedenen Ausnahmen — nur auf dem Clivus Blumenbachii beobachtet worden. Hier sitzen sie in der Mittellinie dem Knochen auf und treten durch eine meist enge Öffnung der Dura in die Schädelhöhle. — Die Zellen, in frischem Zustande untersucht, zeigen einen ausgesprochenen blasigen Charakter, wobei das Protoplasma nur schmale Säume um die einzelnen Vacuolen bildet und der Kern beiseite gedrängt ist. Die Zellen liegen bald dicht zusammen, dann zeigt der Schnitt einen wabenartig durchbrochenen netzförmigen Bau, bald sind sie durch homogene Zwischensubstanz voneinander getrennt. Sie ordnen sich gruppenweise an, derart, dass die einzelnen Felder durch Gefässe, welche von wenigen Fibrillen begleitet oder ganz nackt sind, voneinander getrennt werden.“ — Es liegt nun nahe, einen Vergleich zu ziehen zwischen dem eben entworfenen Bilde eines gutartigen Chordoms und dem fötalen Chordagewebe. Obwohl es sich bei dem einen Ver-

¹⁾ Zieglers Beiträge Bd. 46. 1909.

²⁾ Lehrbuch der allgemeinen Pathologie 1901.

gleichsobjekt um ein anscheinend gewuchertes Gewebe im fertigen Organismus handelt, bei dem anderen um ein fötales, in der Rückbildung begriffenes Organ, so musste man doch bei dem engen, genetischen Zusammenhang der beiden erwarten, hier wie dort eine ins Auge fallende Gleichartigkeit, vor allem auch eine starke Ähnlichkeit im histologischen Gesamtbild vorzufinden. In dieser Erwartung sehen wir uns nun zunächst getäuscht. Selbst wenn wir uns alle Stadien der Chordaentwicklung aus allen Teilen des Chordaverlaufs vergegenwärtigen, so bleibt doch immer beim Vergleich mit dem Gewebe des gutartigen Chordoms eine Differenz, welche der histologischen Feststellung und Erklärung bedarf. Am natürlichsten ist es, von den gutartigen Chordomen zunächst nach dem faserigen Stadium des Chordastrangs hinüberzuschauen, weil wir in diesem Punkt der Entwicklung doch eine gewisse, vorgeschrittene Reife des Chordagewebes erblicken dürfen, und weil wir voraussetzen konnten, diese Gewebsreife auch bei einer Chordabildung im vollentwickelten Organismus wiederzufinden. Nun zeigt sich aber gerade in diesem Stadium der Faserbildung der grösste Unterschied zwischen der fötalen Chorda dorsalis und dem Gewebe eines Chordoms. Es hat den Anschein, als ob es sich um geweblich völlig verschiedene Gebilde handeln müsse. Hier ein Netzwerk scholliger, strukturloser Balken von gleichmässig basisch blaugefärbter Zwischensubstanz, in welcher reichliche, vacuolenhaltige und dadurch blasig veränderte, mehr oder weniger protoplasmahaltige Zellen mit rundlichen Kernen eingelagert sind; dort eine dichte, faserige, stark acidophile, offenbar protoplasmatische Grundsubstanz mit langgestreckten Kernen und nur vereinzelt zellhaltigen Vacuolen und zellenlosen, unregelmässigen Gewebslücken. Etwas anders liegen die Verhältnisse, wenn wir die fötale Chorda im Stadium der Vacuolenbildung zum Vergleich mit dem Chordomgewebe heranziehen. Da bieten die in beiden

Gewebsbildern vorhandenen vacuolisierten Zellen mit Protoplasmaring und rundem Kern einen Vergleichspunkt von unverkennbarer Gleichartigkeit. Aber in dem Verhalten der Zwischensubstanz hier und dort liegt immerhin noch ein sehr bemerkenswerter Unterschied. Bei der Chorda dorsalis finden wir dieselbe meist nur in der Umgebung der Zellkomplexe und nur selten in Form eines feinen Faser- und Gitterwerks zwischen den einzelnen Zellindividuen, während sie in dem Chordom ausschliesslich intercellulär gelegen ist und so die Hauptmasse des homogenen Maschenwerks darstellt. Dass die fötale Chorda dorsalis in einem späteren Stadium der Rückbildung noch Formen annehmen könnte, welche mit der Zusammensetzung eines Chordoms besser in Einklang zu bringen wäre als das Stadium der Faserbildung und das der Vacuolenbildung, ist nicht anzunehmen. Falls sich die Chorda in demselben Sinne wirklich noch weiter zurückbildet, so ist eher das Gegenteil zu erwarten, dass nämlich der Chordastrang in seiner Protoplasmafasern noch weiter erstarren und so dem Chordomgewebe noch unähnlicher werden könnte als es bis dahin der Fall ist. Das indifferente Stadium der Chordaentwicklung scheidet als unvergleichbar mit dem differenzierten Geschwulstgewebe überhaupt aus. Alles in allem ergibt sich eben der überraschende Schluss, dass die fötale Chorda dorsalis in ihrem ganzen Entwicklungsgang keinen der Chordombildung bei Erwachsenen völlig gleichartigen Gewebsrepräsentanten aufzustellen vermag. Da uns nun auf diese Weise ein Übergang von typischer fötaler Chorda zum charakteristischen Chordomgewebe nirgends begegnet, das Vorhandensein typischer embryonaler Chordazellen in letzterem aber die Entstehung desselben aus fötalem Chordagewebe zur notwendigen Voraussetzung hat, so müssen wir im folgenden versuchen, auf anderem Wege diesen Übergang zu finden. Dabei haben wir den Umstand zu berücksichtigen, dass in den Zwischenwirbelscheiben der Wirbelsäule

erwachsener Individuen nach Angabe verschiedener Autoren (Ribbert, Koelliker u. a.) mitten in dem Gallertkern sich Zellgruppen vorfinden, deren Einzelgebilde der Chorda dorsalis entstammen und genau dasselbe Aussehen und dieselbe Anordnung aufweisen wie die Zellen in einem Chordom am Clivus Blumenbachii und in denjenigen kleinen Chordageschwülsten, welche Ribbert an der Wirbelsäule von Kaninchen experimentell zum Entstehen brachte. Daraus ergibt sich, dass der Geschwulstprozess jedenfalls nicht allein den gesuchten Übergang bewirkt, sondern dass der erwachsene Organismus auch ohne besonderen Anreiz die Chordazellen in der von der fötalen Chorda abweichenden Erscheinungsform beherbergt. — Für die Entstehung der letzteren kommen nunmehr meines Erachtens zwei Möglichkeiten in Betracht. Entweder geht die modifizierte Form der Chordazellen im erwachsenen Organismus direkt aus dem fötalen Stadium der Faserbildung hervor, oder aber es gehen die fötalen Protoplasmafasern allmählich zugrunde und der bleibende Chordarest entwickelt sich dann in den Zwischenwirbelscheiben und am Boden der Sattelgrube aus den überall auch im faserigen Stadium der Chordaentwicklung vereinzelt vorgefundenen blasigen, protoplasmatischen Zellgebilde. — Wir haben bei der Aufstellung der Entstehungsmöglichkeiten das Stadium der Vacuolenbildung völlig ausser acht gelassen und zwar aus zwei Gründen. Erstens stellt ja die Vacuolenbildung in der fötalen Form ein Zwischenstadium in der Entwicklung dar, nach welchem die Zellen entweder zugrunde gehen oder sich mehr oder weniger in das faserige Stadium weiterentwickeln, und es ist nicht leicht einzusehen, weshalb an ausgesuchten Stellen, z. B. am Clivus Blumenbachii, die sonst überall beobachtete weitere Rückbildung aufhören und von vornherein einer modifizierten Umwandlung Platz machen sollte. Zweitens aber handelt es sich eben bei obiger Fragestellung nicht bloss um die Chordagebilde am Clivus Blumenbachii, an

denen sich schliesslich auf Grund gewisser Zellbefunde beim Fötus eine Sonderstellung konstruieren liesse, sondern auch um analoge Bildungen in den Zwischenwirbelscheiben, in denen wir beim Fötus überall gleichmässig die Umwandlung aus dem Vacuolenstadium in das Stadium der Faserbildung eintreten und sich abwickeln sehen. — Wenn nun die erste Möglichkeit zutrifft und sich das bleibende „erwachsene“ Chordagewebe aus den dichten, gleichsam erstarrten Protoplasmafasern des 3. fötalen Entwicklungsstadiums herausbildet, so hat das natürlich eine durchgreifende Metamorphose des fötalen Gewebes zur Voraussetzung. Es wurde oben gesagt, dass die faserige Umwandlung des Chordastrangs aus dem Stadium der Vacuolenbildung als eine Folge abnehmender Ernährungszufuhr aufzufassen sei, dass infolge von Schrumpfung der Vacuolen die Zellwände kollabieren und sich so allmählich zu dichten Strängen aneinander legen. Die fötale Chorda dorsalis ist ein absolut gefässloses Gebilde und als solches, wie oben erwähnt wurde, eben von einem besonderen Ernährungsmodus abhängig, der ihm durch die Einheit des Zellstrangs und des Chordakanals garantiert und nach Wegfall derselben mehr und mehr abgeschnitten wird. Diese Ernährungsverhältnisse müssen natürlich im reifen Organismus, wenn die Blut- und Lymphgefässe des umgebenden Gewebes mit den übrig gebliebenen Chordabestandteilen in Beziehung treten, eine vollständige Umwälzung erfahren, und zwar in günstigem Sinne. Das wird nicht bloss auf die Zwischenwirbelscheiben zutreffen, wo man im erwachsenen Tierkörper den Chordarest nicht in einem abgeschlossenen Hohlraum völlig isoliert, als vielmehr in direkter Berührung und Verschmelzung mit den übrigen Gewebsbestandteilen dieses Bezirkes erblickt, sondern auch auf die hier in Betracht kommende Partie an der Schädelbasis, wo die Knochenbildung und Spongiosierung den kanalartigen Abschluss der persistierenden Chordareste beseitigt und durch Zuführung von

Blutgefäßen für Auffrischung ihrer Ernährung sorgt. Mit dieser letzten Annahme steht in bestem Einklang der Umstand, dass beim Chordom „die einzelnen Felder durch Gefäße, welche von wenigen Fibrillen begleitet oder ganz nackt sind, voneinander getrennt werden“ (Ribbert), wodurch die bedeutsame Rolle, welche die Gefäße im Gegensatz zur fötalen Chorda dorsalis im Chordagewebe des erwachsenen Organismus spielen, am schönsten illustriert wird. — Ebenso wie nun vorher die Schrumpfung und die faserige und strangartige Verdichtung aus dem Nachlassen der Ernährung, so lässt sich aus der Ernährungszunahme eine Aufquellung und Lockerung des Chordaprotoplasmas und eine zunehmende Turgescens der Kerne und der noch vorhandenen Endoplasmareste herleiten, welche dann ihrerseits wieder eine Entfaltung der einzelnen zusammengefallenen Zellkonturen und durch Absonderung von spezifischer Flüssigkeit die Bildung von Vacuolen bewirken können. Ferner wäre aus diesen veränderten Lebensbedingungen am reifen Organismus auch die Zunahme der Produktionsintensität und die Bildung der intercellulären Zwischensubstanz zu folgern, deren Persistenz am Produktionsort durch zunehmende gallertige Verdichtung wohl erklärt werden könnte. In diesem Zustande des Chordagewebes wäre dann endlich auch eine weitere Vermehrung der Zellen denkbar, nicht nur der aus den Protoplasmafasern zurückgebildeten, sondern auch der im fötalen Entwicklungsleben zwischen den Fasern spärlich verstreuten protoplasmatischen und vacuolisierten Zellen. — Es lässt sich also, wie mir scheint, durch diese hypothetischen Annahmen sehr wohl die direkte Umwandlung des bleibenden Chordarestes im erwachsenen Organismus aus dem fötalen faserigen Chordastrang in biologisch vorstellbarer Weise zur Anschauung bringen. Immerhin besteht aber auch die andere Möglichkeit, dass die starren Protoplasmafasern nicht mehr an dem neuen Gewebsleben im reifen Organismus aktiv Anteil nehmen, indem

sie zwar aufquellen und gelockert werden unter dem Einfluss der verbesserten Ernährung, aber nicht ihre frühere zellige Form annehmen und sich mit ihrem Gewebsmaterial lediglich an der Bildung der homogenen gallertigen Zwischensubstanz beteiligen, und dass der bleibende Chordarest allein aus den im faserigen Stadium der fötalen Chorda spärlich vorhandenen, protoplasmatisch konservierten und vacuolisierten Zellen hervorgeht, indem dieselben unter dem Einfluss der eingetretenen Gefäßversorgung sich vermehren und durch verstärkte Ausscheidung sowohl die blasige, weitmaschige Struktur des Gewebes als auch die Bildung der reichlichen intercellulären Zwischensubstanz bewirken. — Welche von diesen beiden Möglichkeiten in Wirklichkeit zutrifft, lässt sich auf diesem hypothetischen Wege nicht entscheiden. Vielleicht, dass durch Untersuchungen von Chordagewebe an der Grenze zwischen Embryonalleben und Wachstumsreife Klarheit in die Frage gebracht werden kann. — Jedenfalls haben wir nun einen ungefähren Anhalt dafür, wie wir uns den Übergang der fötalen Chorda zu den chordalen Gewebsmodifikationen im erwachsenen Körper, in den Zwischenwirbelscheiben und an der Schädelbasis, zu denken haben, und wenn dabei von einer Zellvermehrung die Rede war, so darf damit natürlich nur eine Wucherung in physiologischem Sinne gemeint sein. Auch überall da, wo später die gutartigen Geschwulstbildungen aus Chordagewebe sich zu zeigen pflegen, kommt natürlich bei den ursprünglichen, die Matrix derselben bildenden, Chordaherden zunächst nur eine Zellvermehrung in Frage, wie sie zur geschilderten Umwandlung des fötalen Chordagewebes als notwendig vorauszusetzen ist. Fassen wir nun speciell die Chordome am Clivus Blumenbachii ins Auge, welche ja doch als Prototyp einer solchen Geschwulstbildung aufzufassen sind, so darf man von ihrem Ursprungsgewebe ebenfalls wohl kaum eine primäre, ihm von vornherein eigene progressive Wucherungstendenz erwarten,

vermöge welcher es die Dura durchbricht und als Tumorgebilde in der Schädelhöhle zum Vorschein kommt. Ich glaube vielmehr, dass hierzu noch ein besonderer Anreiz, ein herausforderndes Moment erforderlich ist, welches nicht in den Chordazellen selbst und in ihren gewöhnlichen Lebensbedingungen liegt, sondern von aussen als hinzutretende Erscheinung auf sie einwirkt. Dies Moment ist vielleicht in dem konstanten, gleichzeitigen Vorkommen von mehr oder weniger spitzen Exostosen und von Lückenbildung in der Dura zu suchen. Ich habe die Literatur daraufhin durchgesehen und mich davon überzeugt, dass fast in allen Fällen der Exostosenbefund und der Durchbruch durch den duralen Überzug an der betreffenden Stelle der Schädelbasis konstatiert wurde. Nebelthau¹⁾, der den Chordomfällen in der Literatur besonders eingehend nachgeforscht hat, erwähnt die Knochenerhebung am Geschwulststiel und den Duradurchbruch als typisch und fügt drei Fälle aus dem Marburger pathologischen Institut hinzu, von denen jeder einzelne diesen Begleitbefund ebenfalls aufweist; und auch Ribbert²⁾ hält anscheinend das gleichzeitige Vorkommen von Chordom, Exostose und Duraloch am Clivus Blumenbachii für die Regel. — Wenn man nun nicht geneigt ist, einen selbstständigen Durchbruch der Chordazellen durch die harte Hirnhaut anzunehmen, so darf man vielleicht diesen Vorgang der Exostose zuschreiben. Diese schafft durch wachsenden Druck gegen die flächenhaft an der Schädelbasis festsitzende Dura mater eine Öffnung und durch dieselbe tritt neben der Knochenerhebung in einem bestimmten Moment der hier versprengte Chordaherd im Subduralraum zutage. In diesem plötzlichen Freiwerden von allseitigem Druck ist nun nach meiner Ansicht dasjenige Moment zu erblicken, welches die hier aus der Fötal-

¹⁾ l. c.

²⁾ Centralblatt f. allgem. Pathologie und pathol. Anatomie 1894 Bd. 5. Nr. 11.

zeit her abgelagerten Chordazellen zur geschwulstigen Wucherung veranlasst und befähigt. Es erinnert übrigens dieser eben geschilderte Vorgang lebhaft an das Stichexperiment, das Ribbert¹⁾ an den Zwischenlendenwirbelscheiben von Kaninchen zur „experimentellen Erzeugung einer Ecchondrosis physaliphora“ ausführte. Hier schaffte die Spritze des Experimentators Luft und löste dadurch eine Wucherung der Chordazellen sowohl im Innern der entleerten Bandscheiben als auch in den ausgetretenen Gallertröpfchen aus. — Man könnte nun noch fragen, warum sich denn an der Synchondrosis spheno-occipitalis die Knochenzacken mit solcher Vorliebe entwickeln, und ob vielleicht das Vorhandensein von Chordaresten dazu seinerseits erst die Veranlassung gibt! Letzteres könnte ja wohl aus irgend einem Grunde der Fall sein, ist mir aber nicht sehr wahrscheinlich. Jedenfalls kommen die Ecchondrosen und Exostosen an dieser Stelle auch oft genug ohne Chordombildung vor, so dass man ihr Vorhandensein für etwas Selbständiges, Primäres halten und annehmen darf, dass die Chordome sich eben nur dann bilden, wenn zufällig gerade an der betreffenden Stelle Chordareste vorhanden sind und mit der Knochenzacke zusammen durch die Dura schlüpfen. — Ein Umstand ist dabei verwunderlich, vom allgemeinen Standpunkt der Geschwulstlehre aus, nämlich dass die Chordome an der Schädelbasis fast stets einen so durchaus gutartigen Bildungscharakter tragen, obwohl sie ja doch von einem im reifen Organismus versprengten exquisit fötalen Gewebsrest ihren Ursprung genommen haben. Es ist dieser Umstand wohl nur dadurch zu erklären, dass man eben eine immerhin weitgehende Umbildung und Entfernung der Geschwulstmatrix von dem stärker bildungsfähigen protoplasmareichen Frühstadium der fötalen Entwicklung annimmt. — Nun gibt es aber auch einige Fälle (Klebs²⁾,

¹⁾ Verhandlungen des Congresses für innere Medizin 13. Congress. S. 462 ff.

²⁾ Klebs, Allgemeine Pathologie 2. 1889.

Otto Grahl¹⁾, Fischer²⁾, Verf.³⁾), wo aus Resten der Chorda dorsalis Geschwülste entstanden waren, welche sowohl anatomisch durch ihr destruierendes Vorwärtsschreiten gegen die benachbarten Gewebe, als auch klinisch durch Druck auf die anliegenden wichtigen Organe des Centralnervensystems eine gewisse Malignität dokumentierten. Bei diesen „malignen Chordomen“ müssten wir dann doch nach obiger Erwähnung erwarten, dass sie sich auch histologisch wesentlich von den gutartigen Neubildungen der Chorda dorsalis unterscheiden würden, und dass ihre Zellindividuen in Gestalt und Anordnung eine bemerkenswerte Annäherung an die frühfötalen protoplasmareichen Entwicklungsstadien der Chordazellen zeigen würden. In der Tat scheinen mir die malignen Chordome dieser Erwartung durch das histologische Verhalten ihrer Einzelindividuen völlig zu entsprechen, insofern als die Geschwulstzellen mit ihrer dichten, reihenweisen, einer intercellulären Zwischensubstanz entbehrenden Anordnung, ihren polymorphen Formvariationen, von polygonalen, rundlichen und cylindrischen bis zu sternförmigen und spindeligen Zellbildungen, mit der relativ reichlichen Menge des Protoplasmas und der irregulären Vacuolenbildung fast genau dieselben Bilder darstellen, wie sie oben bei Fötus III—XII beschrieben wurden. Wir haben, um es kurz zu sagen, bei dem malignen Chordom die frühfötalen Chordazellen in ihrer ursprünglichen Gestalt vor uns, während bei den gutartigen Chordombildungen die Zellen sich nur als umgebildete Abkömmlinge des fötalen Chordastrangs legitimieren können. Ob sich die Zellen, welche zu malignen Geschwulstbildungen den Anlass geben, in ihrer ursprünglichen fötalen Form im reifen Organismus ausnahmsweise so lange gelagert haben und in ihrer fötalen Bildungsenergie latent ge-

¹⁾ Grahl, I.-D. Göttingen 1903.

²⁾ Fischer, Zieglers Beiträge Bd. 40. 1907.

³⁾ Verfasser, Zieglers Beiträge Bd. 46. 1909.

wesen sind, bis dieselbe durch einen besonderen Anlass geweckt wurde, oder ob sie sich erst aus erwachsenem Chordagewebe in frühfötalem Sinne umgewandelt haben, muss dahingestellt bleiben. —

6. Übersicht und Schluss.

Ich bin am Ende meiner Erörterungen angelangt und möchte nun zum Schluss eine kurze Übersicht über die verschiedenen Punkte der Darstellung geben und mir damit Rechenschaft ablegen darüber, ob das Ergebnis dieser Arbeit den Absichten und Erwartungen entspricht, die wir in der Einleitung geäußert haben. Unser erster Vorsatz war, die Chorda dorsalis beim menschlichen Embryo in ihrer Zellanlage und ihrer weiteren Entwicklung genauer kennen zu lernen. Bei der umfangreichen Literatur über dieses Kapitel der Embryologie hätte man unsere Untersuchungen vielleicht für überflüssig halten können. Es findet sich jedoch, dass die betreffenden Autoren den Schwerpunkt ihrer Forschungen meist auf die tierische Chorda verlegt haben, und dass die menschliche Chorda dorsalis, wohl als verkümmertes Organ, in dieser Hinsicht nur stiefmütterlich berücksichtigt worden war. Auf die gesamte einschlägige Literatur hier einzugehen, würde zu weit führen. Ich darf mich daher wohl mit dem Hinweis auf die ausführlichen Literaturangaben in Hertwigs „Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der höheren Wirbeltiere“ (Schauinsland) und der jüngst erschienenen Arbeit von Friedrich Krauss¹⁾ „Über die Genese des Chordaknorpels der Urodelen und die Natur des Chordagewebes“ begnügen. Nur auf zwei Autoren möchte ich mich hier etwas eingehender beziehen, auf Dursy²⁾ und Froiep³⁾. Ersterer hat sich

¹⁾ Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. 73.

²⁾ l. c. siehe oben.

³⁾ l. c. siehe oben.

in seiner Monographie „Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere“ mit der menschlichen Chorda dorsalis besonders eingehend beschäftigt. Eine genauere Beschreibung der verschiedenen Zellformen findet sich bei ihm nicht vor. Ich entnehme jedoch seinen Ausführungen, dass er schon ein indifferentes Anfangsstadium und ein darauf folgendes Stadium der Vacuolenbildung bei der menschlichen Chorda festgestellt hat. Allerdings verlegt er die Vacuolen nicht in die Chordazellen selbst, sondern zwischen dieselben, eine Anschauung, die bereits von W. Müller¹⁾ kurz darauf auf das Entschiedenste bekämpft wurde. Jedenfalls will Dursy von einer weiteren Umbildung der Chordazellen nichts wissen. Er behauptet im Gegenteil, dass dieselben in ihrer vacuolenbildenden Form dahinschwinden, ohne dass irgend eine Veränderung ihrer Gestalt und ihres granulierten Zellinhalts vorausgegangen wäre. — Eine Scheidenbildung vermisst Dursy in den ersten Wochen vollständig; auch konstatiert er hinsichtlich des Chordaverlaufs, dass in der sagittalen Ebene vielfach erhebliche Abweichungen von der Medianlinie zu bemerken seien, dass aber in der Frontalebene diese Linie stets eingehalten würde. — Aus Frorie's Forschungen über die menschliche Chorda dorsalis entnehme ich, dass dieselbe aus einer einfachen oder zusammengesetzten Säule aneinander gebackener, rundlich polygonaler, fein granulierter, kernhaltiger Zellen besteht und innerhalb einer Scheide liegt, welche bis zum Ende des 2. Monats überall, auch im Knorpel, deutlich begrenzt erscheint, gegen Ende des 3. Monats im Knorpel schwindet, im Ligament. suspens. dentis und in der Rachenhaut am längsten erhalten bleibt, zu Anfang des 4. Monats aber auch hier bis auf zweifelhafte Reste atrophiert ist. — Eine die Chordasäule umgebende Zwischensubstanz in den eingeschaideten Kanalpartien findet bei Frorie kurze Erwähnung.

¹⁾ l. c. siehe oben.

Ebenso werden die herniösen Ausstülpungen des Chordastrangs konstatiert und zurückgeführt auf eine aktive Wucherung der Zellen, welche die Scheide vor sich herschieben, verdünnen und durchbrechen. Die verschiedene Wachstumsenergie in den beiden Hälften des Occipitalknorpels findet bei Froiep eingehende Würdigung und Begründung. Von der Stellungnahme dieses Autors zu der Bildung der Bursa pharyngea ist bereits oben ausführlich die Rede gewesen. — Zieht man nun in Erwägung, dass diese beiden Arbeiten von Dursy und Froiep die ausführlichsten der ganzen „(menschlichen)“ Chordaliteratur darstellen und dass meistens die Beschreibung der Chordazellen in den Lehrbüchern und sonst überall mit einer Erwähnung der rundlich polygonalen Form, des gekörnten Protoplasmas und der Vacuolenbildung ihre Erledigung findet, so dürfte das unseren Vorsatz, die Chordazellen im menschlichen Embryo genauer kennen zu lernen, und den breiten Raum, welcher der Beschreibung dieser Zellen und ihrer Adnexe oben gewidmet ist, genügend rechtfertigen. Zusammengefasst lassen sich die Ergebnisse dieses Teils unserer Arbeit in folgenden kurzen Leitsätzen zum Ausdruck bringen:

1. In der ersten Hälfte des menschlichen Fötallebens bieten die Chordazellen drei Stadien der Umwandlung dar. Das erste ist das indifferente Stadium (2 und $2\frac{1}{2}$ cm Körperlänge). Die Zellen sind ohne schärfere Grenzen dicht aneinander gelagert. Aus ihnen geht durch Differenzierung das zweite, das Stadium der Vacuolenbildung hervor (3—9 cm Körperlänge). Dasselbe ist ausser durch die Vacuolen durch die Vielgestaltigkeit der Zellen und durch die scharfen, derben Grenzkonturen der Einzelindividuen ausgezeichnet. Es lässt sich eine singuläre und eine multiple Form der Vacuolisierung, letztere mit mehreren Unterarten, unterscheiden. Durch weitere Zellumbildung entsteht das dritte, das Stadium der Faserbildung (12—25 cm Körperlänge). Hier bildet das Zellprotoplasma mehr oder weniger dichte,

faserige Stränge, zwischen denen nur spärliche Zellen mit vacuolisiertem Protoplasma sich befinden.

2. Die Chordascheide und die Chordazwischensubstanz sind Produkte der Chordazellen. Erstere ist bereits bei 2 cm Körperlänge in der Rachenhaut zu konstatieren. Im weiteren Ablauf der Entwicklung sind zur Chordascheide nicht bloss die wohlgeformten Grenzbänder, sondern auch die verschieden gestalteten homogenen Gebilde in der Rachenhaut zu rechnen. Eine Scheidenbildung im Knorpelkanal ist nicht nachweisbar. Als Grund ist eine frühzeitige Verschmelzung der angelegten Scheide mit der Knorpelgrundsubstanz anzunehmen. — Die Chordazwischensubstanz ist von 4 cm Körperlänge an bis 25 cm Wachstumsgrösse zu konstatieren. Sie ist dabei an das Vorhandensein eines eingescheideten Chordakanals gebunden und sie verschwindet meist überall da, wo die Kanalbildung verloren geht. Die Chordazwischensubstanz ist als Zellprodukt der menschlichen Chorda dorsalis eigentümlich. Ihre Ausscheidung und Ansammlung ist als durch den Degenerationsprozess bedingt anzusehen. — Die homogenen Markierungsstreifen in den verschiedenen Abschnitten des knorpeligen Chordakanals stellen sich dar als eine aus Knorpel-, Scheiden- und Chordazwischensubstanz und aus Plasma- und Kernresten untergegangener Chordazellen bestehende Kittmasse, welche provisorisch an den betreffenden Stellen den Kanal verschliesst. —

3. In dem gesamten Umwandlungsprozess der Chorda dorsalis äussern zwei Momente ihre Wirksamkeit, nicht scharf gegeneinander abgegrenzt, sondern Hand in Hand miteinander. Der primäre, spezifische Entartungstrieb des Organs und die sekundäre Beeinflussung von aussen her. — Ersterer ist gesetzmässig, er äussert sich einheitlich überall, wo er durch äussere Einflüsse nicht gestört wird, an den Chordazellen, und führt sie aus dem indifferenten Stadium durch das Vacuolisierungsstadium hindurch in das Stadium der Faserbildung hinüber.

Hinter dem spezifischen Entartungstrieb stehen als auslösender und fördernder Faktor Störungen in der Ernährung des Zellstrangs; dieselben sind teils centralen, trophischen Ursprungs, teils durch die Aufhebung der Strang- und Kanaleinheit bedingt. — Das zweite bei der Chordaumwandlung wirksame Moment ist die sekundäre Beeinflussung durch die wachsenden Nachbargewebe. Je nachdem hierbei das Längen- oder das Dickenwachstum in den Vordergrund tritt, ist der Effekt auf die Chorda ein verschiedener; überall aber ist die Zerreissung des Zellstrangs und die Vernichtung der versprengten Zellelemente die Folge. — Ein aktives Wuchern der Chordazellen ist nirgends nachzuweisen. Die „Chordahernien“ sind auf passive Dehnung und Zerreissung der Scheide an der konvexen Fläche des Chordaverlaufs zurückzuführen. Der Chordabogen in der Rachenhaut ist an der Rachenhaut zeitweilig flächenhaft fixiert. Die Fixationsstelle liegt in dem betreffenden Grössenstadium etwa der Mitte des Grundknorpels gegenüber.

4. Die von dem Untergang blasiger Chordazellen während der Strangrückbildung in reichlicher Menge herrührende Chordazwischensubstanz stagniert in den abgeschlossenen Chordabschnitten mangels jeder Verteilungs- und Resorptionsmöglichkeit. Sie bildet durch ihr Vorhandensein eine bemerkenswerte Differenz zwischen der tierischen und menschlichen Chorda dorsalis. — In den Chordaabschnitten der Rachenhaut, wo der einheitliche Abschluss durch die Scheide verloren geht, findet rasche Aufsaugung der Substanz durch das umgebende Bindegewebe statt. —

5. Die Bursa pharyngea — Einstülpung des Epithels der Rachenhaut — wird in 9 unter 16 Fällen (über 50%) konstatiert. Ihr Zustandekommen ist zu erklären erstens durch den Zug des caudalen, der schneller wachsenden Hälfte des Grundknorpels entsprechenden, Chordaschenkels an seinem oberflächlichen, epithelialen Fixierungspunkt, und zweitens durch aktives

Hineinwachsen des Rachenepithels in den durch Untergang der Chordazellen leer gewordenen Oberflächentrichter des Chordakanals. - Die gesonderten Fibrillenbündel in der Rachenhaut bilden einen inkonstanten und ungleichmässigen Befund. Ihre abweichende Differenzierung steht vielleicht mit dem Rückbildungsprozess der Chorda dorsalis in ursprünglichem Zusammenhang. —

Unser zweiter Vorsatz ging dahin, nach genauerer Untersuchung der Chordaelemente im Laufe der fötalen Entwicklung festzustellen, welche Beziehungen einerseits zwischen den Chordageschwülsten und der fötalen Chorda und andererseits zwischen den gutartigen und bösartigen Chordomen untereinander sich nachweisen liessen. Aus dem hierauf bezüglichen letzten Teil unserer Erörterungen möchte ich nunmehr folgende Leitsätze formulieren:

1. Bei einem Vergleich zwischen der Struktur der gutartigen Chordome am Clivus Blumenbachii und den drei Entwicklungsstadien der fötalen Chorda dorsalis ergibt sich der überraschende Schluss, dass die letztere im Verlauf ihrer Entwicklung keinen, der Chordombildung beim Erwachsenen völlig gleichartigen Gewebsrepräsentanten aufzustellen vermag. Der wesentliche Unterschied wird gebildet durch das Vorhandensein einer überall ausgebreiteten, intercellulären Zwischen substanz bei den Chordomen.

2. Bei der unzweifelhaften Genese der Chordome und der Chordareste in den Zwischenwirbelscheiben aus embryonalen Chordazellen muss demnach ein Übergang von fötalem zu „erwachsenem“ Chordagewebe angenommen werden, und zwar mit Anschluss an das faserige Stadium der Chordazellbildung.

3. Der Übergang vollzieht sich entweder direkt aus den Protoplasmafasern des 3. Stadiums durch Umwandlung derselben unter Beteiligung der vereinzelt, erhalten gebliebenen Zellyacuolen oder aber indirekt nach Zugrundegehen der Fasern,

lediglich durch Vermehrung der protoplasmatischen, vacuolisierten Chordazellreste. In beiden Fällen erfolgt der Antrieb zur Umbildung und die Umbildung selbst dadurch, dass die abgeschlossenen gefässlosen Chordaherde der Gefässernährung des erwachsenen Organismus erschlossen werden.

4. Ursprünglich kommt ebenso bei den Zwischenwirbelherden wie bei der Matrix der gutartigen Chordome lediglich eine der Umwandlung aus fötalem Chordagewebe dienende physiologische Zellvermehrung in Betracht. Zur geschwulstigen Zellwucherung bedarf es bei den Chordomen eines besonderen Anreizes von aussen. Derselbe wird gegeben durch die primäre Exostosenbildung an der Schädelbasis. Die Knochenerhebungen durchbrechen die Dura und lassen den ansitzenden Chordaherd in die Schädelhöhle mit hindurch schlüpfen. Das plötzliche Freiwerden von allseitigem Druck erst veranlasst die geschwulstige Zellvermehrung.

5. Die gutartigen Chordome repräsentieren in ihrer Matrix eine weitgehende Umbildung und Entfernung von dem stärker bildungsfähigen, protoplasmareichen Frühstadium der fötalen Chordazellen. Ihre Geschwulstzellen sind durch Umbildung entstandene Abkömmlinge des fötalen Chordagewebes. Die malignen Chordome bestehen dagegen aus Zellen, welche in Gestalt und Anordnung dem frühfötalem Charakter der Chordazellen völlig entsprechen. —

Ehe ich nun diese Arbeit endgültig abschliesse, möchte ich von ihren Ergebnissen hinweg einen Rückblick werfen auf die eingangs erwähnte Bearbeitung der chordalen Nasenrachen- geschwulst und untersuchen, ob ich die Ansichten, die ich damals am Schluss über die Beziehungen der einzelnen Chordaelemente untereinander und über die Stellung der Chordageschwülste im Rahmen der Geschwulsteinteilung äusserte, aufrecht erhalten darf, oder ob ich sie nunmehr korrigieren muss. Zunächst muss ich da eingehen auf das, was ich damals über

die Zellformen im gutartigen Chordom gesagt habe. Auch heute bin ich der Meinung, dass eine einheitliche Zellart dasselbe zusammensetzt; nur über die Frage der Funktionsteilung äussere ich mich heute anders. Es gibt nur zwei Funktionen der menschlichen Chordazelle auch in den Chordomen, und das ist die Vacuolénbildung und die Produktion einer gallertigen Masse, welche beide miteinander Hand in Hand gehen und einer gemeinsamen, spezifischen Ausscheidung der Chordazellen ihre Entstehung verdanken. Die Bildung der Zwischensubstanz ist also nicht als die Aufgabe einer besonderen Zellform, wie ich das für die in dem homogenen Balkenwerk liegenden Zellen annahm, anzusehen, sondern ist lediglich die Folge von einem mehr oder weniger reichlichen Austritt des Vacuoleninhalts aus den Zellen und in die intercellulären Zwischenräume. Auch diejenigen Chordazellen, welche als unbestimmte, rundliche oder polygonale Zellkörper in dem homogenen Balkenwerk zu finden sind, stehen mit diesen Zellfunktionen in Beziehung, indem sie die Ausübung derselben noch vor sich oder schon hinter sich haben. — Der Unterschied zwischen geschwulstartiger Chorda dorsalis und ihrem normalen Gewebe beim menschlichen Embryo bezüglich der Chordazwischensubstanz trifft nicht ganz so zu, wie ich es mir damals gedacht habe. Denn wie wir aus obigen Untersuchungen entnommen haben, wird von der menschlichen Chorda dorsalis auch im normalen fötalen Entwicklungsgang reichlich Zwischensubstanz abgesondert, und für die malignen Chordaneubildungen konstatierten wir genau dasselbe Verhalten. Nur die gutartigen Chordome, welche ihr Zellprodukt zwischen die einzelnen Individuen ablagern und sie so förmlich isolieren, nehmen einen Sonderstandpunkt ein. — Übrigens habe ich damals unter embryonaler Chorda dorsalis den Typus der niederen Tiere verstanden, und bei diesem Vergleich bildet die Vermehrung der Zwischensubstanz, wie wir oben konstatierten, allerdings einen grundsätzlichen

Unterscheidungspunkt. Auch sonst waren damals meine Auslassungen über die Chorda dorsalis und Chordombildungen von der irrtümlichen Annahme beeinflusst, dass die Befunde an normaler tierischer Chorda auch auf menschliche Gewebsverhältnisse ihre Anwendung finden könnten, und müssen nun dementsprechend korrigiert werden. Wohl kann man daher sagen, dass die Chorda im Zustande der Vacuolenbildung beim Embryo ein bereits auf der Höhe der Entwicklung stehendes, ausgereiftes Gewebe darstellt; man muss aber hinzufügen, dass die mehr oder weniger reichliche Ausscheidung von Chordazwischensubstanz in der Umgebung der Zellkomplexe beim menschlichen Fötus einen integrierenden Bestandteil eben dieser Gewebsreife darstellt. Man darf also aus der Vermehrung der Zwischensubstanz in einer Chordageschwulst des menschlichen Organismus nicht auf eine pathologische, durch den Geschwulstprozess bedingte, Überreife des Gewebes schliessen, wie denn überhaupt nicht das Vorhandensein der mehr oder weniger reichlichen Zwischensubstanz den malignen Charakter der betreffenden Neubildung bedingt, sondern, wie wir oben auseinandersetzen, die Rückkehr der Geschwulstzellen zum frühfötalen, protoplasmareichen und bildungsfähigen Zellcharakter der fötalen Chorda dorsalis. Aus diesem Grunde war es damals auch nicht richtig, die Erklärung für das Zustandekommen der zellreichen, aus Zapfen und Strängen zusammengesetzten und „einem Carcinom nicht unähnlichen“ Geschwulstpartien in der Abstammung der Chorda vom inneren Keimblatt zu suchen und diese epithelähnlichen Zellformen als das Resultat einer Umdifferenzierung, einer Anaplasie, hinzustellen, welche die Zellen des Chordoms im malignen Geschwulstprozess Formen annehmen liess, wie man sie bei den genetisch nahe verwandten, höher differenzierten Zellabkömmlingen des Entoderms im erwachsenen Organismus vorfindet, sondern man durfte in den so gearteten Geschwulstzellen weiter nichts erblicken und

suchen als das, was sie in Form und Anordnung darstellten, nämlich Chordazellen im frühfötalen Entwicklungsstadium. —

Was endlich die Stellung der Chordageschwülste im Rahmen der Geschwulsteinteilung anbelangt, so habe ich meine damalige Anschauung darüber in einer gewissen Hinsicht ebenfalls zu revidieren. Ich bin allerdings auch heute noch der Meinung, dass die Chordazellen dem Epithel morphologisch und entwicklungsgeschichtlich ausserordentlich nahe verwandt sind, ich habe mich aber in der Literatur davon überzeugt, dass bis in die neueste Zeit gewichtige Stimmen gegen den entodermalen und für den mesodermalen Ursprung der Chorda dorsalis laut wurden. Deshalb meine ich, müsste man bis zur Entscheidung dieser Ursprungsfrage mit der definitiven Rubrizierung der Chordageschwülste abwarten. Es liegt ja schliesslich auch kein zwingender Grund vor, die Neubildungen der Chorda entweder in dem epithelialen oder bindegewebigen Geschwulstfach unterzubringen. Denn mag die Chorda nun entodermalen oder mesodermalen Ursprungs sein, so hat sie sich doch von dem zugehörigen Keimblatt so frühzeitig entfernt und hat sich von da an so selbständig und eigenartig entwickelt und differenziert, dass histologisch wenig mehr an den Ursprung erinnert. Daher ist es vielleicht am besten, wenn für diese Geschwülste der Name „Chordom“ beibehalten und der klinischen und anatomischen Sondereigenschaften durch die Bezeichnungen: „gutartig und bösartig“ Rechnung getragen würde. — —

Erklärung der Abbildungen.

Abbildung 1. (Fötus I.)

Der Chordakanal mit einheitlicher Zellsäule. Die Unterbrechungen sind durch Schlängelungen des Strangs vorgetäuscht. Chordatrichter in offener Kommunikation mit der Rachenoberfläche. (Schwache Vergrößerung.) Chd Chordakanal mit Chordadorsalis. Cht Chordatrichter, Chs Chordascheide, Chz Chordazellen. Rh Rachenhaut. Ok Occipitalknorpel (os basilare, os occipitale, Grundknorpel, Basalknorpel). Pch Perichondrium. D Duraanlage.

Abbildung 2. (Fötus I.)

Kleine Zellgruppe aus dem cranialen Grundknorpelende. Chordakanal um die Zellen herum leer. (Starke Vergrößerung.) Chz Chordazellen, Chs Scheidenartige Auflagerungen an der Knorpelinnenwand.

Abbildung 3. (Fötus II.)

Abschnitt aus dem Chordastrang im Ligament. susp. Beginnende Lockerung des Zellverbandes. (Starke Vergrößerung.) Ppls zusammenfließender Protoplasmasaum an der Aussenfläche. Chs Chordascheide.

Abbildung 4. (Fötus III.)

Chorda dorsalis unmittelbar nach dem Austritt aus dem Zahnfortsatz, Eintritt und Durchtritt im Occipitalknorpel. Zellsäule im Knorpelkanal unterbrochen. (Schwache Vergrößerung.) Ak Atlaskörper. Epstr Zellkranz um den Epistropheuszahn. Ok Occipitalknorpel. Chd Chorda dorsalis. Chs Chordascheide. d dorsale Fläche. Rh Rachenhaut.

Abbildung 5. (Fötus IV.)

Chorda dorsalis im Verlauf durch das Ligament. suspens. deutis, Chordakanal zum Teil homogen eingescheidet. Zellen teils in dichtem Komplex polygonal, teils vereinzelt polymorph. (Schwache Vergrößerung.) Epstr Epistropheuszahn. Ok Occipitalknorpel. cd caudal. cr cranial. d dorsal. v ventral. Chzw Chordazwischensubstanz.

Abbildung 6. (Fötus IX.)

Bursa pharyngea mit angehängter homogener Doppelspindel. — Vom Chordaaustritt aus dem Knorpel bis oberhalb der Bursa pharyngea derber Fibrillenstrang mit vereinzelt homogenen Chordaschollen. (Schwache Vergrößerung.) *cd* caudal. *cr* cranial. *Ok* Occipitalknorpel. *Ep* Epithel der Rachenoberfläche. *Chsch* Chordaschollen mit spärlichen Bläschenzellen. *Bph* Bursa pharyngea. *Lgoph* Ligament. occipito pharyngeum.

Abbildung 7a. (Fötus XI.)

Abgeschnürtes Stück des Chordastrangs in der Halswirbelsäule. (Zwischenwirbelscheibe III u. IV. Halswirbel. Schwache Vergrößerung.) *Wk* Wirbelkörper. *Zwsch* Zwischenwirbelscheibenanlage. *Mk*. homogener Markierungsstreif. *Chz* Chordazellen. *Chk* Chordakanalraum.

Abbildung 7b. (Fötus XI.)

Chordakomplex in der Halswirbelsäule (Zwischenwirbelscheibe). (Starke Vergrößerung.) Polygonale, zylindrische, ovale und rundliche Zellen mit Vakuolenbildung.

Abbildung 8a. (Fötus XI.)

Chordastrangabschnitt im Epistropheus aus einem homogenen Markierungsstreif hervorgehend. (Starke Vergrößerung.) *Kr* Knorpelrand. *Chzw* Chordazwischensubstanz. *Chk* Chordakanal. *Chz* Chordazellstrang.

Abbildung 8b. (Fötus XI.)

Ein weiterer Abschnitt aus dem Epistropheus mit stark zusammengedrängten, aufeinander geschobenen Zellen. (Starke Vergrößerung.)

Abbildung 9. (Fötus XI.)

Chordastrang im Querverlauf durch den Occipitalknorpel. Zellen von ausgesprochenster Polymorphie mit multipler irregulärer Vakuolenbildung. (Starke Vergrößerung.) *ver* ventral cranial. *dcd* dorsal-caudal. *Ok* Occipitalknorpelrand. *Chk* Chordakanal. *Chz* Chordazellen. *Chzw* Chordazwischensubstanz.

Abbildung 10a. (Fötus XI.)

Chordastrang unmittelbar nach dem Eintritt in die Rachenhaut. (Schwache Vergrößerung.) *Ok cd* Occipitalknorpel (caudal). *Ok cr* Occipitalknorpel (cranial). *Lgoph* Ligament. occipito pharyngeum. *Ep* Epithel der Rachenoberfläche. *Chd* Chorda dorsalis (Austrittsstelle). *Chz* Chordazellen im Kanal. *Chsch* Chordaschollen mit Bläschenzellen.

Abbildung 10b. (Fötus XI.)

Beginn des Chordastrangs in der Rachenhaut. (Starke Vergrößerung.) *Chd* Chorda dorsalis (Austrittsstelle). *Bdz* Bindegewebszellen der Rachenhaut. *Chs* Chordascheide. *Chk* Chordakanal. *Chz* Chordazellen.

Abbildung 11. (Fötus XI.)

Doppelter Chordaeintritt in das craniale Ende des Occipitalknorpels. (Schwache Vergrösserung.) Ok Occipitalknorpel. Rh Rachenhaut. Ep Epithel. Chd Chorda dorsalis, doppelter Eintritt.

Abbildung 12. (Fötus XI.)

Chordastrang im cranialen Grundknorpelende. Zickzackverlauf zur dorsalen Fläche des Knorpels. (Starke Vergrösserung.) Kr Knorpelrand. Chk Chordakanal. Chz Chordazellen.

Abbildung 13. (Fötus XI.)

Chordastrang kurz vor der dorsalen Knorpelfläche und Durchbruch ins dorsale Perichondrium. (Schwache Vergrösserung.) Ok Occipitalknorpel, craniales Ende, dicht unter der Sella turcica. Pch dorsales Perichondrium. D Duraanlage. Chk Chordakanal. Chz Chordazellen.

Abbildung 14a. (Fötus XI.)

Kolbiger Austritt des Chordastrangs ins dorsale Perichondrium. (Starke Vergrösserung.) Bdz. Bindegewebszellen des Perichondriums. Chz Chordazellen mitten im Bindegewebe, Protoplasma z. T. ausgesprochen faserig. Chs Rest der Chordascheide.

Abbildung 14b. (Fötus XI.)

Geteilte Endplatte des Chordakolbens (Ölimmersion). Chordazellen zeigen z. T. völlige Auflösung des Protoplasmas in multiple kleine Vakuolen. Expl Exoplasmaring.

Abbildung 15. (Fötus XIII.)

Chordazellen in einzeliger Zellreihe mitten im derben Bindegewebszug der Rachenhaut, von einheitlicher Scheide umgeben. Chordakanal an den Endpunkten nicht abgeschlossen. Chordazellen z. T. völlig in Vakuolen aufgegangen. — (Ölimmersion.) Bdz derbe Faserzellen der Rachenhaut. Chz Chordazellen. Chs Chordascheide.

Abbildung 16. (Fötus XV.)

Chordazellen im Beginn des 3. Stadiums. (Zwischenwirbelscheibe) Protoplasma zum grossen Teil in Fasern aufgelöst. Zwischenein grosse Vacuolen mit randständigem abgeplattetem Kern. — (Starke Vergrösserung.) Chv Chordavacuolen. Chf Chordafasern.

Abbildung 17. (Fötus XVI.)

Chordazellen zu dichten faserigen Strängen vereinigt. Zwischenein vereinzelte und in Gruppen angeordnete Chordavacuolen z. T. noch protoplasmatische Zellen enthaltend. (Chordastrang im cranialen Grundknorpelende.) Starke Vergrösserung.

AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT IN BONN (DIREKTOR: GEH. MEDIZINALRAT
PROF. DR. BONNET).

ÜBER DIE FORMEN
DER
ABZWEIGUNGSSTELLEN VON ARTERIEN BEI DEN
WIRBELTIEREN.

VON
PRIVATDOZENT DR. OTTO DRAGENDORFF,
II. PROSEKTOR AM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU BONN.

Mit 38 Abbildungen auf Tafel 17/23.



Bei Gelegenheit der Herstellung einer Reihe von Schnittserien durch Aorten von Amphibien fielen mir eigentümliche Bildungen an den Abgangsstellen ihrer Seitenäste auf, die sofort meine Aufmerksamkeit erregten. Bei einzelnen Verzweigungen ragten nämlich auf dem Querschnitt zu beiden Seiten des Einganges in den Nebenast Wülste ins Lumen der Aorta hinein, die bald höher, bald niedriger, bald parallel gerichtet, bald mit ihren Gipfeln einander genähert waren und so die Öffnung zu verengern schienen.

Ich untersuchte den Bau dieser Stellen genauer und fand, dass bei ihnen eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit der Form waltet und dass es hier zur Entwicklung ganz besonderer, sicher für den Blutkreislauf wichtiger Einrichtungen kommen kann.

Die grosse Variationsfähigkeit in der Gestaltung dieser Verzweigungsstellen, nicht nur bei den verschiedenen Tierarten, sondern auch bei den einzelnen Individuen ein und derselben Spezies, reizten einerseits zu immer weiteren Untersuchungen, brachten aber andererseits eine so grosse Masse von Einzelheiten, dass es immer schwieriger wurde, eine Übersicht über diese Einrichtungen und einen Einblick in die Bedeutung derselben zu erhalten.

Hatte ich mir zunächst vorgenommen, sie nur bei einer einzelnen Art, dem Frosche, zu studieren und festzustellen, an

welchen Verzweigungsstellen hier die verschiedenen Typen sich finden, so schien es doch wichtig und interessant, festzustellen, ob solche Einrichtungen bei anderen Tierklassen auch vorkommen und in welcher Weise sie sich bei ihnen spezialisieren. Gerade durch die Feststellung dieser Tatsachen hoffte ich auch einer Erklärung ihrer Funktion näher kommen zu können.

So erweiterte sich das ursprüngliche Thema zu einer vergleichend-anatomischen Untersuchung der Arten der Arterienverzweigungen überhaupt, beschränkte sich dabei aber bisher im ganzen auf die grossen Stämme, besonders auf die Aorta und ihre Äste.

Es wurde zuerst ein besonderer Wert darauf gelegt, die Einrichtungen an den einzelnen entsprechenden Arterienverzweigungen der verschiedenen Tierarten miteinander zu vergleichen. Der grosse Wechsel der Befunde bei homologen Arterien derselben oder sich nahestehender Tiere einerseits, die überraschenden Übereinstimmungen bei beliebigen Arterien auch einander fernstehender Species andererseits, zeigten jedoch wieder deutlich, dass gerade hier die Anpassung an sich ändernde Bedingungen eine ganz ausserordentliche ist. Wie überall in der organischen Welt, ist auch hier die lebende Substanz das schmiegsame Material, das sich dem Wechsel der Bedingungen in ausgiebigster Weise anschliesst; sie antwortet auf jede modifizierte Inanspruchnahme in entsprechender Weise und so kommt es, dass ähnliche Einflüsse bei fernstehenden Tierarten Ähnliches, veränderte Einflüsse bei demselben Tier ganz Verschiedenes hervorrufen können.

Daher lenkte sich mein Augenmerk bald vor allem auf die Feststellung der Prinzipien, die bei der Ausbildung der vielen zutage tretenden Einzelheiten massgebend sind, und es mag entschuldbar erscheinen, wenn ich oft bei der Beschreibung der Befunde den Namen der einzelnen Arterien nicht genau angebe. Abgesehen davon, dass dies nach dem Gesagten weniger wichtig erscheinen wird, würde es oft sehr schwierig, ja sogar unmög-

lich gewesen sein. Kamen doch in vielen Fällen bereits herauspräparierte Arterien zur Untersuchung, deren Verzweigungen sich nicht mehr identifizieren liessen. Ausserdem beschränkt sich die vergleichende Angiologie der Wirbeltiere mit wenigen Ausnahmen bekanntlich noch auf die Beschreibung der grössten Arterienäste und in den meisten Fällen auch immer nur auf wenige Vertreter der einzelnen Tierfamilien. Daher wäre oft erst ein ganz detailliertes Vorstudium nötig gewesen, um die einzelnen Arterien benennen und in Homologie mit solchen anderer Arten bringen zu können. Die bekannte Variabilität des Gefässsystems, der selbst die grössten Stämme mit unterworfen sind, lassen solche Untersuchungen nur wertvoll erscheinen, wenn sie an grossem Vergleichsmaterial angestellt werden können.

Wenngleich ich mir dessen vollbewusst bin, wie gering das Material, das ich beibringen kann, noch ist, und wie gewaltig es bei weiterer Untersuchung wachsen wird — zeigt doch fürs erste noch nicht nur jede neuuntersuchte Tierart, sondern jedes neue Individuum ein und derselben Species eine Fülle des Neuen — so möchte ich doch versuchen, das bisher Gefundene vorläufig zusammen zu stellen, allerdings in der Hoffnung, das Gebrachte später ergänzen zu können.

Es sei gleich hier hervorgehoben, dass ich mich in dieser Arbeit auf die gröberen morphologischen Befunde beschränken muss; die feineren histologischen und entwicklungsgeschichtlichen Einzelheiten, die viel Interessantes und für das Verständnis der Funktion Wichtiges bringen werden, erheischen noch ausgiebigeres Studium, so dass ich sie mir bis auf weiteres versagen muss.

Material und Art der Untersuchung.

Als Untersuchungsobjekte dienten nach Möglichkeit eben getötete und frischfixierte Tiere. Bei einzelnen selteneren Arten musste ich mich allerdings mit Spirituspräparaten begnügen; die

grosse Widerstandsfähigkeit der Gefässwände lässt aber trotz der mangelhaften Konservierungsweise auch solche Exemplare für die Feststellung der gröberen morphologischen Verhältnisse brauchbar sein, wie der Vergleich mit frischem Material gezeigt hat. Immerhin wird bei der Beschreibung der Befunde solcher Tiere immer diese Art der Aufbewahrung vermerkt werden.

Von den Verzweigungsstellen der Arterien wurden nach Möglichkeit Totalpräparate hergestellt; das Hauptgefäss wurde zu diesem Zweck in der Längsrichtung aufgeschnitten, auseinandergeklappt und, um störende Lichtreflexe zu vermeiden, unter Flüssigkeit untersucht und gezeichnet. Bei einiger Übung konnte dies auch noch bei recht kleinen Objekten, sowohl in frischem wie fixiertem Zustand, geschehen. Die Untersuchung wurde sowohl an herauspräparierten Arterien als auch, wo es zugänglich war, an solchen in situ vorgenommen. Belege für die Befunde wurden teils feucht, teils auch nach der von Semper angegebenen Methode getrocknet aufgehoben. Im letzteren Falle wurden die Wände der feinen Arterien kleinerer Tiere, um eine Deformierung beim Trocknen zu vermeiden, vorsichtig mit hartem Paraffin durchtränkt. Auf diese Weise behandelt, ergeben sie sehr anschauliche Lupenpräparate.

Zur Ergänzung dieser Totalpräparate und in den Fällen, wo die Kleinheit ein Aufschneiden der Arterien unmöglich machte, wurden mikroskopische Längs- und Querschnittserien angefertigt. Diese wurden von verschieden fixiertem, zum Teil auch injiziertem, Material gemacht. Die Arterien wurden entweder zu diesem Zweck aus dem frisch getöteten Tiere herauspräpariert und dann fixiert, oder den im ganzen gehärteten Tieren entnommen; einige kleine Species wurden entkalkt und in toto in Serien zerlegt.

Von den aufeinanderfolgenden Schnitten der Stellen an den Verzweigungen der Gefässe wurden Umrisszeichnungen mit dem Zeichenapparat entworfen, die dann durch Vergleich mit Total-

präparaten eine deutliche Vorstellung der vorliegenden Formen möglich machten. So hoffe ich auch aus der mikroskopischen Untersuchung eine sichere Erkenntnis des Baues der betreffenden Stellen gewonnen zu haben.

Verzeichnis der untersuchten Tierarten.

I. Fische.

1. *Barbus vulgaris* Flem.
2. *Phoxinus laevis* Ag.
3. *Esox lucius* L.
4. *Anguilla vulgaris* Flem.

II. Amphibien.

a) Urodela.

1. *Megalobatrachus maximus* Schlegel.
2. *Salamandra maculosa* Laurenti.
3. *Amblystoma mexicanum* Cope.
4. *Spelerpes fuscus* Bonap.
5. *Spelerpes ruber* Daudin.
6. *Molge viridescens* Rafinisque.
7. *Molge cristata* Laurenti.
8. *Molge alpestris* Laurenti.
9. *Molge vulgaris* L.

b) Anura.

1. *Bombinator pachypus* Bonap.
2. *Bufo vulgaris* Laurenti.
3. *Rana esculenta* L.
4. *Rana temporaria* L.
5. *Rana catesbyana* Shaw.

III. Reptilien.

a) Chelonia.

1. *Emys orbicularis* L.

b) Crocodilia.

2. *Alligator mississippiensis* Daudin.

c) Lacertilia.

3. *Varanus salvator* Laurenti.
4. *Ophiosaurus apus* Pallas.
5. *Lacerta agilis* L.
6. *Lacerta viridis* Laurenti.

d) Ophidia.

7. *Tropidonotus natrix* L.

IV. Vögel.

1. *Hirundo rustica* L.
2. *Syrnium aluco* L.
3. *Astur palumbarius* L.
4. *Anas boschas* L.

V. Säugetiere.

1. *Phocaena communis* Cuv.
2. *Sus scrofa domestica* L.
3. *Cervus elaphus* L.
4. *Capreolus capraea* Gray.
5. *Ovis aries* L.
6. *Bos taurus* L.
7. *Lepus cuniculus* L.
8. *Hystrix cristata* L.
9. *Talpa europaea* L.

10. *Lutra vulgaris* Erxl.
11. *Canis familiaris* L.
12. *Felis pardus* L.
13. *Felis domestica* L.
14. *Phoca vitulina* L.
15. *Hapale penicillata* Geoffr.
16. *Cynocephalus sphinx* Ill.
17. *Homo sapiens* L.

Allgemeine Betrachtungen über die Arten der Gefäßverzweigungen. *Termini technici.*

Der leichteren Verständigung wegen und um später lästige Wiederholungen zu vermeiden, möchte ich, vor Beginn der Beschreibung der Befunde bei den verschiedenen Wirbeltierarten, einige kurze theoretische Betrachtungen über die Arten der Gefäßverzweigungen im allgemeinen vorausschicken und einige Gesetze über dieselben angeben. Gleichzeitig möchte ich einige Bezeichnungen einführen, deren ich mich späterhin bedienen will.

Bei der Teilung eines Gefäßes können folgende Fälle eintreten:

1. Aus einem Gefäß geht seitlich ein stärkerer oder gleich starker Ast ab. Diese Fälle sind bei ausgebildeten Tieren selten, kommen bei embryonalen Stadien aber häufiger vor. Wo Ähnliches bei ausgebildeten Tieren eintritt, handelt es sich meist um ein Sich-Aufteilen eines Gefäßes in zwei gleichwertige Äste.

2. Aus einem Gefäß geht seitlich ein schwächerer Ast ab; diesen Befund machen wir an den weitaus meisten Stellen. Dabei kann

a) der „Ursprungsteil“ eines Gefässes gegenüber der „Verlaufsstrecke“ ein etwas erweitertes Lumen besitzen¹⁾. Der Querschnitt desselben kann dabei rund oder nach irgend einer Richtung in die Länge gezogen sein.

b) Die Abgangsöffnung kann ferner weiter oder enger als das Lumen des Ursprungsteiles sein.

3. Bei der Verzweigung zweier Gefässe besitzt:

a) das Haupt- und das Nebengefäss die gleiche Wandstärke;

b) das Nebengefäss geringere Wandstärke;

c) das Nebengefäss grössere Wandstärke. Alle angeführten Möglichkeiten kommen tatsächlich vor.

4. Um die Verästelungsstelle kann die Wand des Hauptgefässes und des Nebenzweiges verdickt sein.

5. Eine Gefässverzweigung kann unter rechtem oder spitzem Winkel erfolgen. Hierbei sind theoretisch natürlich wieder die unter Nr. 1 und 2 angeführten Fälle denkbar. Beim entwickelten Tier schränken sich aber die Möglichkeiten dadurch ein, dass nach der von Roux aufgestellten Regel, ein Hauptgefäss durch einen abgehenden Ast, wenn dieser einen Durchmesser von mehr als $\frac{2}{5}$ des ersteren im Lichten besitzt, aus seiner Richtung ab-

¹⁾ Die Bezeichnungen „Ursprungsteil“ oder „Verästelungsstelle“ und „Verlaufsstrecke“ stammen von Roux. Unter ersterem ist der Anfangsteil des Gefässes, der nur wenig grösser als der Querdurchmesser ist, unter der letzteren der darauffolgende Teil bis zur nächsten Verzweigung zu verstehen. Ebenso nennt dieser Autor den Winkel, den die Längsachsen des Haupt- und Nebengefässes miteinander einschliessen, den „Verästelungswinkel“ und er unterscheidet diesen vom „Verlaufswinkel“, d. h. dem Winkel, der von den bereits getrennten Arterien eingeschlossen wird. Auch wir wollen uns in folgendem dieser Bezeichnung bedienen. Vergleiche hierüber sowie über die erweiterten Ursprungsteile der Gefässe und die bei der Verästelung von Blutgefässen geltenden Regeln: Roux, Über die Verzweigungen der Blutgefässe bei Menschen. Med. Inaug.-Diss. Jena 1878 und spätere Schriften. Siehe auch Oppel, A., Über die gestaltliche Anpassung der Blutgefässe. Leipzig. 1910. Hier finden sich die ganzen von Roux aufgestellten Regeln über die Gefässverzweigungen etc. nebst der Literatur zusammengestellt.

Fig.1



Fig.4



Fig.2

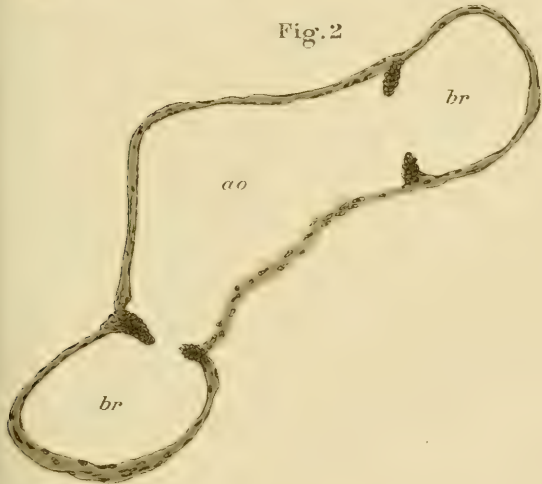


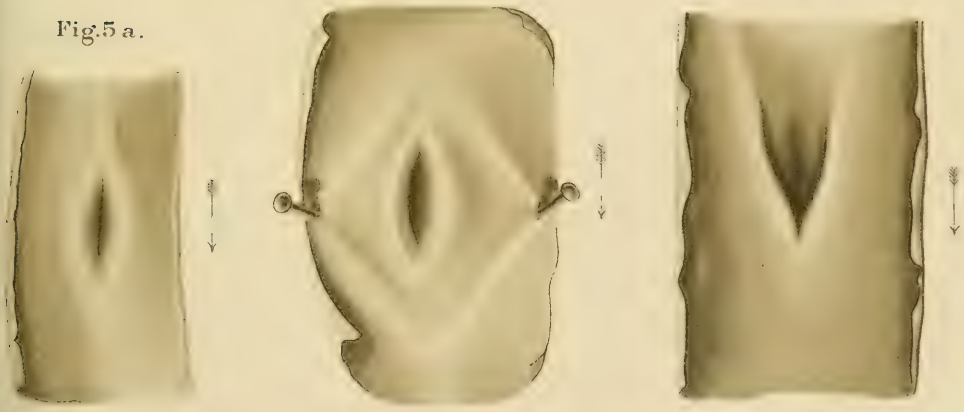
Fig.3



Fig.5 b.

Fig.6

Fig.5 a.



gelenkt wird; und zwar geschieht dieses nach der dem Verlauf des Astes entgegengesetzten Seite.

6. Zweigt aus einem Gefäss ein anderes unter spitzem Winkel ab, so kann dies in jeder beliebigen Richtung zur Längsachse des Hauptstammes erfolgen: also in einer Ebene mit dieser nach oben und unten und in jeden beliebigen Winkel zu dieser.

Nehmen wir an, dass der Ast unter rechtem Winkel aus dem Hauptgefäss abzweigt (natürlich ist hier der Begriff rechter Winkel nur annäherungsweise, nicht mathematisch genau zu nehmen), so können folgende Besonderheiten auftreten:

a) Die Wand des Hauptgefässes geht allmählich, ohne winkelig abgesetzt zu sein, in die des Nebengefässes über und die Abzweigungsstelle zeigt auch sonst keine Besonderheiten.

b) Die Wand des Hauptgefässes bildet mit der Wand des Nebengefässes einen mehr oder weniger scharf abgesetzten Winkel.

Sind die Wände um die Abzweigungsstelle herum verdickt, so braucht:

c) diese Verstärkung das Innenrelief der Gefässe gar nicht zu beeinflussen: es prägt sich dann diese Verdickung nach aussen zu aus. Wir finden in diesem Fall häufig den Winkel, den die äusseren Begrenzungen der beiden Gefässe miteinander bilden, durch Verstärkungsmaterial ausgefüllt, so dass hier eine Rundung — eine Hohlkehle — entsteht. Oder:

d) Die Verdickung wölbt sich ins Lumen der Verästelungsstelle vor; es entsteht eine Bildung, die wir „Randwulst“ nennen wollen. Dieser kann in die Lichtung des Hauptgefässes oder des Nebengefässes hineinragen. Er kann sich rund um die Abzweigungsöffnung gleichmässig ausgebildet finden, oder nur an gewissen Stellen derselben. Endlich kann er bei länglicher Abzweigungsöffnung an den beiden Enden niedriger sein und nach der Mitte zu höher werden. Dieser Form wollen wir den Namen „Lippenbildung“ geben.

Bei Ausbildung ganz langer spaltförmiger Abgangsöffnungen kann ein langes Längsriff ins Hauptgefäss hineinragen, auf dessen Kuppe dann die erwähnte Öffnung liegt.

Fassen wir jetzt die weitaus am häufigsten vorkommende spitzwinkelige Verzweigung von Gefässen näher ins Auge, so interessiert uns vor allem der Fall, wo die Längsachse des Haupt- und Nebengefässes in einer Ebene und der Verästelungswinkel des Zweiges in der Verlängerung der Stromrichtung im Hauptstamm liegt. Lassen wir aus einem runden cylindrischen Rohr seitlich ein zweites solches von geringerem Durchmesser in der angegebenen Richtung abgehen, so muss in dieses eine Abzweigungsöffnung von ovaler Form führen, deren längster Durchmesser in der Richtung der Längsachse des Hauptgefässes liegt. Dieses Oval muss um so mehr gestreckt sein, je spitzer der Verästelungswinkel ist und umgekehrt, sich immer mehr der runden Form nähern, je grösser derselbe wird. Die Winkel, die die Kante rings um die Abzweigungsöffnung einschliesst, sind natürlich an den verschiedenen Stellen des Umfanges sehr wechselnd gross. Der spitzeste, der hier dem Verästelungswinkel gleich ist, liegt in einer Ebene mit der Längsachse des Haupt- und Nebengefässes. Von seinem Scheitelpunkt aus nehmen dann die Winkel der Kante nach beiden Seiten hin ständig zu, bis sie dort, wo die Scheitelpunkte des Querdurchmessers des Ovals liegen, einen rechten betragen. Diesen ganzen Teil der Kante der Abzweigungsöffnung wollen wir „Verästelungskante“ nennen. Verfolgen wir nun den Umfang der Öffnung von diesem Punkt weiter nach dem anderen Pol zu, so sehen wir, dass die Kante immer stumpfwinklicher wird, um endlich am Scheitelpunkt desselben, dem Verästelungswinkel gegenüber, den grössten Winkel einzuschliessen. Wir wollen diesen den „Neigungswinkel“ nennen und den ganzen stumpfwinkligen Teil der Kante die „Neigungskante“.

Ich wollte diese Punkte der leichteren Definition wegen

festlegen. In Wirklichkeit finden wir natürlich auch hier immer nur Annäherungen an dieses Schema.

In vielen Fällen ist die Form der Abzweigungsöffnung, deren Lichtung gegenüber dem späteren Lumen des Nebengefäßes fast stets erweitert ist, dahin abgeändert, dass sie Eiform annimmt. Das spitze Ende derselben entspricht der Verästelungs-, das stumpfere der Neigungskante. Es kann ferner die Verästelungskante zu einem weiteren oder engeren Rund- oder Spitzbogen oder sogar spitzem Winkel werden, der von annähernd geraden Schenkeln eingeschlossen ist. Dagegen kann dann die Neigungskante einen ganz flachen Bogen beschreiben und links und rechts winkelig mit der ersteren zusammenstossen. Endlich kann die Neigungskante ganz verschwinden; es geht dann die Innenfläche des Hauptgefäßes, ganz sanft gewölbt, in die des Nebenastes über. Wir wollen dieser so entstehenden Fläche den Namen „Neigungsfläche“ geben.

Noch andere weitgehende Modifikationen können ferner an der Verästelungskante Platz greifen. Diese kann sich verdicken; sie kann an ihrem freien Rand einen schmäleren oder breiteren Saum tragen, der ins Lumen des Hauptgefäßes ragt oder über den Eingang ins Nebengefäß von den Seiten her überhängt. Dieser Randsaum kann endlich zu zwei „Schenkeln“ ausgezogen sein, die sich bei stärkerer Ausbildung über die Neigungskante um bedeutende Strecken hinaus erstrecken. Endlich kann der ganze von der Verästelungskante überbrückte Teil des schrägen Gefäßabganges sich in die Lichtung des Hauptgefäßes vorwölben.

Alle diese angeführten Modifikationen der spitzwinkligen Gefäßabzweigungsstellen wollen wir mit dem Namen „Trichterbildungen“ belegen.

Wir unterscheiden im folgenden diese von den „Taschenbildungen“; hier erhebt sich eine Tasche ins Lumen des Hauptgefäßes, die mit ihrem Eingang gegen den Blutstrom gerichtet

ist. In derselben finden wir dann, scheinbar ganz unabhängig von ihr, die Abzweigungsöffnungen von einem oder mehreren Ästen.

Liegt, bei spitzwinkliger Verzweigung, der Verästelungswinkel in einer anderen Richtung als in derjenigen des Hauptgefäßes, so bilden sich keine Trichter aus. Wir werden aber auch hier eine Verästelungs- und eine Neigungskante unterscheiden, die mannigfaltige Modifikationen aufweisen können.

Werfen wir endlich einen Blick auf den Fall der Aufteilung eines Gefäßes in zwei gleichwertige Fortsetzungen, so kann es auf der Verästelungskante zur Ausbildung eines scharfen Grates kommen, dessen Enden sich längere Strecken weit an der Innenfläche des Stammgefäßes verfolgen lassen, ehe sie verstreichen. Diese Bildungen wollen wir als „Cristabildung“ bezeichnen.

Beschreibung der bei den untersuchten Tieren gemachten Befunde.

Fische.

Obgleich bisher nur ein sehr geringes Material von Fischen zur Untersuchung kam, so zeigt dies doch schon mannigfache Verschiedenheiten im Bau der Arterienverzweigungen. Während wir stellenweise die denkbar einfachsten Verhältnisse finden, die an embryonale Zustände höherer Tiere erinnern oder doch direkt auf solche zurückgeführt werden können, sehen wir diese an anderen Orten, offenbar parallel der Art der Inanspruchnahme, in spezifischer Weise umgewandelt. Jede der vier untersuchten Arten weist ihre Besonderheiten auf, und sicher wird bei eingehenderem Studium anderer Species dieser Tierklasse noch viel

Eigenartiges zutage kommen. Gerade die primitiven Zustände, wie wir sie hier bei den Fischen finden, geben uns manchen wichtigen Fingerzeig für das Verständnis der komplizierten Befunde bei den höheren Tieren.

Phoxinus laevis.

Von der Ellritze lag mir eine zu anderen Zwecken hergestellte Serie von Querschnitten durch den Rumpf und Beginn des Caudalteiles vor. Es ist in ihnen die Aorta dorsalis und Arteria caudalis mit parietalen und auch einigen unpaaren visceralen Ästen zu sehen. Der Unvollständigkeit der Serie wegen können letztere nicht genauer identifiziert werden.

Die Ursprungsteile der parietalen Zweige sind stark erweitert; sie gehen unter fast rechten Winkeln ab, und die Aortenwand setzt sich glatt, ohne scharfen Rand, ins Zweiggefäß fort.

Eine Verdickung der Wandungen ist in diesen Fällen nicht vorhanden.

Der Anfangsteil der visceralen Äste ist nicht in dieser Weise erweitert; er setzt sich hier schärfer gegen die Aorta ab. Die Wand ist rund um die Abzweigungsöffnung herum etwas verdickt, so dass eine Art Ringwulst angedeutet ist, durch den der Eingang in diese etwas eingeengt werden kann.

Barbus vulgaris.

Es kam ein weibliches Exemplar von ca. 50 cm Länge zur Untersuchung. Die Aorta und Arteria caudalis wurde, nachdem das Tier exenteriert worden war, etwas caudalwärts vom Herzen mit der Wirbelsäule und einem Teil der Seitenmuskulatur herauspräpariert. Nach Untersuchung in physiologischer Kochsalzlösung wurde das Präparat in Alkohol und zum Teil in Formalin fixiert.

Die Aorta liegt der Wirbelsäule, die eine entsprechende seichte Längsfurche hat, eng an; sie ist dünnwandig, weisslich

und in dorsoventraler Richtung abgeflacht. Wo sie über Wirbelkörper hinzieht, ist sie gegenüber den Stellen, die über Intervertebralscheiben verlaufen, ein wenig verschmächtigt. Mit den Wirbelkörpern ist das Gefäß durch lockeres Bindegewebe, untermischt mit etwas Fettgewebe, verbunden, mit den Zwischenwirbelscheiben dagegen ist es so fest verwachsen, dass ein Abpräparieren, ohne es zu zerreißen, kaum möglich ist. An diesen Stellen ist die Arterienwand transparent und man sieht auf mikroskopischen Schnitten, dass hier die ganzen übrigen Komponenten fehlen und nur die Intima, bestehend aus Endothelschicht und etwas Bindegewebe, vorhanden ist. Nach den Seiten zu nimmt sie schnell wieder ihren spezifischen Bau an.

Diese Wandreduktion ist übrigens schon von anderen Fischen her bekannt. Vor allem finden wir sie dort, wo die Aorta ringsum von den Hämatophysen der Wirbel umschlossen wird. Auch bei den Arterien anderer Tiere hat man solche Befunde gemacht, an Stellen, wo sie sich dicht an starre Gewebe, z. B. an Knochen und Knorpel, anlegen ¹⁾.

Die parietalen Äste, die aus der Aortenwand abgehen, durchsetzen die Aorta in caudalwärts schräger Richtung; die Abzweigungsöffnungen bilden flache Ovale oder Ellipsen, deren längster Durchmesser in der Richtung des Blutstromes der Aorta liegt. Ihre Ränder erscheinen etwas verdickt und manchmal ein wenig aufgeworfen; sie klaffen erst weiter auseinander, wenn man die Aorta in die Quere zieht.

Die paarigen Nierenarterien sind ziemlich starke Äste, die unter fast rechtem Winkel die Wand der Stammarterie durch-

¹⁾ Vgl. u. a. Argaud: Recherches sur histotopographie des éléments contractiles et conjonctifs des parois artérielles chez les mollusques et les vertébrés. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Année 44. 1908. Année 45. 1909. Ein Referat der Arbeit findet sich im Jahresber. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. N. F. 14³. 1908.

setzen. Sie liegen gerade an der Grenze, wo die Aorta von der Anheftung an die Wirbelsäule frei wird. Auch ihre Öffnungen bilden Ovale, deren Durchmesser sich etwa wie 1 : 2 verhalten. Die Ränder derselben verhalten sich wie an den parietalen Ästen.

Einige andere Äste, die unter spitzem Winkel caudalwärts gerichtet abgehen, haben eine mandelförmige Abzweigungsöffnung; die Spitze derselben ist cranialwärts gerichtet. Während die Verästelungskante, die den dorsal-, ventral- und caudalgerichteten Teil des Umfanges der Öffnungen umfasst, meist steil ins Lumen des Zweiggefäßes abfällt, führt von der cranialen Seite, also in der Richtung des Blutstromes, eine ganz sanfte Neigungsfläche aus der Aorta in dieses hinein. Die Verästelungskante trägt oft einen verdickten Wulst, der aber hier garnicht oder nur sehr wenig in die Lichtung der Aorta vorspringt. Manchmal hängt er ein wenig über den Eingang der abgehenden Arterie über, so dass dieser hierdurch etwas verengt wird.

Die Tafel 17, Figur Nr. 1 zeigt die Abzweigungsstelle einer Nierenarterie, wie sie oben beschrieben wurde, im Querschnitt.

Zunächst fast unter rechtem Winkel, dann aber etwas ventral und caudal abbiegend, durchsetzt sie die Aortenwand. Nachdem sie sich von dieser getrennt hat, läuft sie eine Strecke weit dem Stammgefäß parallel. Während der Ast hier ein annähernd rundes Lumen hat, ist dieses beim Durchtritt durch die Aorta liegend oval. Die Aortenwand ist rund um die Abgangsstelle herum verdickt, auch scheint die ganze Gegend ein wenig beetförmig ins Lumen der Aorta erhoben. An der Verdickung beteiligen sich alle Komponenten der Wand, die übrigens bei den Fischen sehr schwer gegeneinander abzugrenzen sind. Der Rand der Abzweigungsöffnung ist abgerundet, aber auf seinem Scheitel läuft ein abgesetzter niedriger Wulst herum, der stellenweise an der ventralen Seite etwas in die Öffnung überhängt. Dieser Wulst wird zum grössten Teil von der Intima gebildet, deren

Endothelzellen hier höher und in mehreren Schichten angeordnet sind. An der cranialen Seite ist der Wulst unterbrochen und hier führt, einer Neigungsfläche entsprechend, ein schräg abfallender Spalt in den Nebenast hinein.

Auf der Tafel 17 Figur Nr. 1 oben sieht man ausserdem die schnelle Abnahme der verdickten Aortenwand nach dem Teil zu, wo sie, bis auf die Intima verdünnt, mit einer Intervertebralscheibe verwachsen war.

Sonst sei noch erwähnt, dass in den mittleren Partien des untersuchten Aortenabschnittes das Gefäss, dort wo es über einen Wirbelkörper verläuft, in der Medianlinie an der dorsalen Wand ein längsverlaufendes Band trägt, das ins Lumen des Gefässes vorspringt. Dieses Riff ragt in der Mitte wie eine scharfe Schneide in die Lichtung hinein, nach den Enden des Wirbels wird es niedriger und breiter und verstreicht schliesslich fächerförmig an den Intervertebralscheiben. Hier und da können diese Falten an ihrer Basis durchlöchert sein; an einigen solcher Stellen gehen feine dorsalwärts gerichtete Zweige aus der Aorta ab.

Esox lucius.

Die Befunde, die bisher beim Hecht an den Verzweigungsstellen erhoben wurden, ähneln so sehr denen bei der Barbe, dass ich sie nicht näher zu beschreiben brauche.

Anguilla vulgaris.

Zur Untersuchung wurde ein Jungfisch von 6 cm Länge, der in Zenkerscher Flüssigkeit getötet und fixiert worden war, und ein ca. 60 cm langes, frisches Exemplar verwandt.

Der Jungfisch, mit dessen Besprechung wir beginnen wollen, wurde vom Kopf bis über die Afteröffnung im Querschnitte, der caudale Abschnitt teils in sagittale, teils in horizontale Schnitte von 10 und 15 μ zerlegt.

Die Durchsicht der Serie gibt nicht nur eine gute Übersicht über die Aorten und ihre Verzweigungen überhaupt, sondern zeigt uns, ebenso wie bei der Ellritze, die primitiven Anfänge der Randwulstbildungen. Im allgemeinen sei vorausgeschickt, dass die Wand der Aorten und ihrer Zweige in diesem Stadium noch sehr dünn ist. Die Dicke beträgt bei ersterer im Durchschnitt etwa 6 μ . Sie besteht aus straffen, mit Hämatoxylin ziemlich intensiv violett blau färbbaren, meist circular angeordneten Faserzügen; innen ist sie mit typischen Endothelzellen ausgekleidet.

Ventrale Aorta. Verfolgt man die ventrale Aorta vom Herzen aus cranialwärts bis zu ihrer Aufzweigung in die Vasa branchialia afferentia, so sieht man, dass die Dicke der ursprünglich starken und muskulösen Wand des Truncus arteriosus ziemlich schnell und gleichmässig abnimmt. Sie erreicht endlich die gleiche Wandbeschaffenheit wie die Aorta dorsalis.

Die Abzweigungsstellen des vierten und dritten Paares der beiden Vasa branchialia afferentia sind ganz dicht aneinander gerückt. Beide gehen vom dorsalen Abschnitt der Aortenwand ab. Das hinterste Paar ist das schwächste; es verläuft in schräg lateraler und caudaler Richtung. Das vorletzte zieht in schwacher Biegung erst cranial, dann fast direkt lateralwärts.

Von dieser Stelle aus zieht die Aorta ventralis, in ihrem Lumen entsprechend der Grösse der abgegebenen Gefässe reduziert, ca. 0,3 mm weiter. Dann biegt das zweite Paar der Vasa branchialia afferentia aus ihr in lateraler Richtung ab; der hierdurch wieder entsprechend verschmälerte Stamm löst sich dann knapp 0,5 mm weiter in die zwei gleichwertigen Äste der beiden vordersten Kiemenarterien auf, die ihren Verlauf in spitzem Winkel cranial und lateral gerichtet nehmen.

Während die Aorta bis zuletzt annähernd die gleiche Wandstärke behält, nimmt diese in den Seitenästen, gleich nach der Trennung, bedeutend ab. Jedesmal, ehe eine der aufgezählten

Verzweigungen stattfindet, erweitert sich das Lumen der Aorta. Rund um die Abgangsstellen sind die Gefässwände immer verdickt und zwar in der Weise, dass die äussere Kante, die zwischen Stamm- und Zweiggefäss herumläuft, soweit ausgefüllt ist, dass sie zu einer Hohlkehle abgerundet erscheint.

Die Lichtung der Gefässe wird dadurch in keiner Weise verändert.

Diese Form der Wandverdickung bei Arterienverzweigungen finden wir mehr oder weniger überall bei Wirbeltieren, auch wo keine anderweitigen Besonderheiten zur Ausbildung kommen.

Aorta dorsalis. Die das arterialisierte Blut aus den Kiemen abführenden Gefässe sammeln sich zu zwei Paaren grosser Stämme, die durch ihr Zusammenmünden die Aorta dorsalis bilden.

Das erste Paar dieser *Vasa branchialia efferentia* vereinigt sich unter ziemlich spitzem, caudal gerichtetem Winkel miteinander. Die Kante des Vereinigungswinkels der beiden Gefässe ist etwas verdickt und springt namentlich an der ventralen Seite scharf in das gemeinsame Lumen vor. Der so entstandene Stamm der Aorta dorsalis verläuft in caudaler Richtung weiter.

Ein wenig hinter dieser Anfangsstelle zweigen sich von der dorsalen Wand drei kleine Arterien in cranialer Richtung ab. Die grösste derselben, nämlich die mittelste, bildet die direkte Fortsetzung der Aorta nach dem Schädel zu. Sie verläuft in der Medianlinie und teilt sich bald in zwei Äste. Direkt seitlich davon gehen links und rechts die beiden anderen Zweige aus der Aorta hervor. Sie ziehen einander zuerst ziemlich parallel, weichen aber dann seitlich und dorsalwärts auseinander. Alle drei Gefässe ziehen unter äusserst spitzem Winkel durch die Aortenwand. Diese ist hier bedeutend verstärkt und wie mit einem Hohlmeissel scheinen die Abgangsstellen aus ihr ausgestochen. Die Abzweigungsstellen bilden zunächst eine seichte, dann tiefer werdende Rinne, die sich erst allmählich zu einem

Kanal schliesst. Die sich zum Verschluss nähernden scharfen Kanten sind etwas in das Lumen der Aorta aufgebogen.

Ungefähr 0,6 mm weiter caudalwärts mündet das hintere Paar der Vasa branchialia efferentia in die Aorta ein. Jedes dieser beiden Gefässe hat etwas vor der Vereinigung auf dem Durchschnitt ungefähr dieselbe Weite wie die Aorta (ca. 0,11 mm im Durchmesser). Dann verengern sie sich etwas trichterförmig. Sie laufen schräg von lateral und vorn nach medial und hinten, bis sie dicht an der Aorta sind und biegen dann im letzten Augenblick medial um, so dass sie diese unter fast rechtem Winkel treffen. Die Einmündungsöffnungen sind liegend oval; zwischen ihnen ist die Aorta bedeutend in die Quere erweitert. Vor der Vereinigung hatten alle drei Gefässe ungefähr dieselben Wandstärken. Rund um die Stelle nimmt sie wieder etwas zu. Auf der Kante der Vereinigungswinkel ragt innen je ein scharf abgesetzter Wulst von vorn dorsal und ventral her ins gemeinsame Lumen hinein. Am höchsten ist dieses Riff auf dem dorsalen und cranialen Teil der Kante; am caudalen fehlt es (siehe Taf. 17, Fig. 2). Unterhalb des Zusammenflusses hat die Aorta einen Durchmesser von ungefähr 0,17 mm.

Zweige der Aorta dorsalis und Arteria caudalis.

Betrachten wir zunächst die Abgangsstellen der grossen Zahl der parietalen Seitenzweige, also der Aa. intercostales, der Muskeläste usw. Es gehen diese Arterien unter ziemlich grossem, stellenweise fast rechtem Winkel, nach den Seiten ab und wenden sich etwas später dorsalwärts, um sich zwischen die Muskeln etc. zu begeben. Sie haben im mittleren Abschnitt des Körpers im Querschnitt ungefähr einen Durchmesser von 30 μ , einzelne sind aber auch bedeutend kleiner.

Rings um die Abzweigungsöffnungen dieser Gefässe ist die Aortenwand deutlich verdickt. Es hat sich hier ein Ring-

wulst angelegt, der die Abflussöffnungen in die Seitenzweige etwas verengert und in einigen Fällen auch ein wenig ins Lumen der Aorta hineinragt. Es tritt dieser Befund auch noch bei den kleinsten dieser Gefässe sowohl in Quer- wie in Horizontalschnitten gleich deutlich hervor (vgl. Taf. 17, Fig. 3).

Genau nach diesem Typus ist auch die Abgangsstelle der Arteria subclavia gebaut.

Viscerale Äste. 1. Arteria coeliaco-mesenterica. Diese Arterie geht vom ventralen Umfang der Aorta aus der Medianlinie, sich etwa im Winkel von 45° zur Seite wendend, hervor. Ihr Anfangsteil ist stark konisch erweitert. Die Aortenwand ist in grösserer Ausdehnung um die Abgangsstelle herum verdickt, und die Arteria coeliaco-mesenterica ist bedeutend dickwandiger als ihr Stammgefäss. Es ist dies ein Befund, der bei den grossen Magendarmarterien der Wirbeltiere sehr häufig ist. Sonst bietet die Abzweigungsstelle keine Besonderheiten.

2. Die Arteria mesenterica geht gleich hinter der vorigen unter sehr spitzem caudalwärts gerichtetem Winkel ab. Auch an ihrer Abzweigungsstelle ist die Aorta etwas verdickt; ein deutlicher Ringwulst fehlt.

3. Die A. renalis. Der Ursprungsteil dieses Gefässes ist so stark ampullenförmig erweitert, dass die Abgangsöffnung einem Gefässe anzugehören scheint, das nur wenig kleiner als die Aorta selbst ist. Gleich nach der Trennung der beiden Arterien verschmälert sich aber dann das Lumen der Renalis schnell um ein Bedeutendes. Der so entstehende weite Einlauftrichter setzt sich mit scharfer halbrunder Verästelungskante vom Stammgefäss ab, während ventral eine sanft gebogene Neigungsfläche in ihn hinein führt. Rund um die Abgangsstellen sind die Wandungen in gewohnter Weise ein wenig verstärkt. An der Innenseite macht sich keine Wulstbildung bemerkbar.

Anguilla vulgaris; altes Exemplar.

Bei dem ausgewachsenen Exemplar wurde die Aorta in derselben Weise wie bei der Barbe mit der Wirbelsäule zusammen stückweise herauspräpariert und untersucht. Die Stücke wurden später in Alcohol absol. fixiert. Von verschiedenen Abschnitten der Aorta wurden auch mikroskopische Querschnittserien angefertigt.

Im Gegensatz zu anderen Fischen ist die Aorta des Aales nicht so fest an die Wirbelsäule angeheftet. Auch hier wechselt aber, wie bei diesen, die Weite des Lumens von Strecke zu Strecke. Ihre Wandungen sind beträchtlich dicker als bei Aorten anderer Fische derselben Grösse.

Die parietalen Äste durchsetzen die Wand der Aorta meist bogenförmig gekrümmt und zwar schräg von medial und dorsal nach lateral und ventral gerichtet. Ihre Abzweigungsöffnungen sind bald mehr rundlich, bald liegend oval bis schlitzförmig. Sie sind von einem scharfen Randwulst umgeben, der vom cranialen und caudalen Teil her gegen die Mitte zu allmählich an Höhe zunimmt; es entsteht so eine kurze dorsale und ventrale Lippe; erstere ragt deutlich ins Lumen der Aorta hinein, letztere scheint in manchen Fällen mehr vor die Öffnung zu ragen und diese einzuengen. Meist liegt sie aber in der Verlängerung der Richtung der abzweigenden Gefässe. Sehr gut lassen die Querschnittsbilder das Verhalten dieser beiden Lippen erkennen (siehe Taf. 17, Fig. 4). Die Kuppe dieser Wulstränder wird auch bei dem Aal, ebenso wie bei anderen Fischen, von mehreren Lagen umgewandelter Endothelzellen gebildet.

Über den Bau der Abzweigungsstellen der unpaaren visceralen Aortenäste fehlen noch die Beobachtungen.

Überblicken wir die verschiedenen Formen der Arterienverzweigungen, wie sie uns bei den vier untersuchten Fischarten entgegentreten, noch einmal, so finden wir folgendes:

Die primitivsten Formen der Verzweigungen zeigen uns stellenweise die parietalen Äste der Aorta bei Phoxinus. Hier gehen Seitenäste aus dem Stammgefäss hervor, ohne dass die Gefässwände in geringster Weise beeinflusst werden. Diese sind überhaupt noch sehr dünn; der Unterschied in der Dicke der Wand des Haupt- und Nebengefässes ist äusserst gering. Ohne abgesetzte Kante geht die Wand der Aorta in die ihres Astes über. Der Anfangsteil desselben ist meist auf eine weitere Strecke hin bedeutend erweitert, ein Befund, den man in geringerer Ausbildung, als conische Erweiterung des Ursprungsteiles, bei sehr vielen Arterienverästelungen nachweisen kann und auf den Roux in seinen Arbeiten über die Verzweigungen der Blutgefässe des Menschen hingewiesen hat¹⁾. Er erklärt bekanntlich die Entstehung dieser Auftreibung als Anpassung der Gefässwand an die Form eines frei ausfliessenden Flüssigkeitsstrahles.

In unseren Fällen sind aber diese erweiterten Anfangsteile so gross und erstrecken sich so weit auf die „Verlaufsstrecken“ der Gefässe, ausserdem handelt es sich um Tierarten, bei denen der Blutdruck ein so geringer ist, dass man andere Erklärungen suchen muss. Man wird an die Befunde, die man bei Embryonen macht, erinnert. Bei diesen fallen neben der Weite der Gefässanlagen überhaupt, die geringen Grössenunterschiede der Durchmesser zwischen Stammgefäss und Ästen auf (kommen doch Fälle vor, wo die Seitenäste zunächst weiter als die Ursprungsarterien sind). Erst in späteren Stadien bilden sich Differenzen durch ungleichmässiges Wachstum heraus. Dabei sind die Gefässwände sehr dünn und zeigen nur geringe Dickenunterschiede zwischen Stamm und Ast. Während die peripheren Teile des Zweiges im Wachstum zurückbleiben, wachsen die Anfangsteile derselben gleichsam mit dem Hauptgefäss mit. Auf diesem

¹⁾ Roux, Inaug.-Diss. Jena. 1878 und spätere Arbeiten.

Stadium der Ausbildung sind offenbar die genannten Gefässe des untersuchten Phoxinusexemplares stehen geblieben. Da sie bei diesen Tieren unter fast rechtem Winkel nach den Seiten zu aus der Aorta abgehen, so finden wir einen ganz allmählichen glatten Übergang der Wand des einen Gefässes ins andere ohne Kantenbildung.

Auch diese Verzweigungen der Aorta unter fast rechtem Winkel finden wir bei Embryonen viel häufiger als bei ausgebildeten Tieren; die spitzeren Verästelungswinkel bilden sich gleichfalls meist erst später durch ungleichmässiges Wachstum der einzelnen Teile des Embryo aus.

Sobald nun ein Gefäss unter spitzerem Winkel aus dem Stammgefäss hervorgeht, entsteht diesem entsprechend eine Verästelungskante. Ein Beispiel hierfür bildet der Jungfisch des Aales bei der Abgangsstelle der Arteria renalis. Dieses Gefäss geht mit sehr grossem Ursprungsconus in schräger Richtung aus der Aorta ab und ist von letzterer mit scharfer Kante abgesetzt, die nur an der Neigungsfläche fehlt. Von dieser Ursprungsform lassen sich die später zu beschreibenden Trichterbildungen ableiten.

Fast stets finden wir die Tendenz der Wandverstärkung an den Abzweigungsstellen: der äussere Winkel zwischen Stammgefäss und Ast wird ausgefüllt, so dass hier eine Rundung entsteht. Dem begegnen wir bei allen vier Fischarten und bei allen Wirbeltieren überhaupt, vor allem auch in Fällen, wo sonst keine Besonderheiten zur Ausbildung kommen.

Bei grosser Differenz des Kalibers zwischen Haupt- und Nebengefäss ist in vielen Fällen an Totalpräparaten sowohl wie an mikroskopischen Schnitten eine conische Erweiterung des Anfangsteiles des Seitenastes im Sinne Roux', schwer zu konstatieren. Um sich über diese genau zu orientieren, müsste man Korrosionspräparate herstellen. Meist sind solche Zweige mit scharfem Rand von der Aorta abgesetzt und gerade bei ihnen fällt

die erwähnte Verstärkung der Wand besonders ins Auge. Diese Verdickung kann grössere Dimensionen annehmen, und wir sehen dann Randwulstbildungen auftreten, die entweder ins Lumen des Astes sich vorwölben und die Abzweigungsöffnung etwas einengen oder in die Lichtung der Aorta hineinragen. Für diese Bildungen finden wir Beispiele bei allen vier untersuchten Fischspecies. Diese „Randwülste“ können ganz gleichmässig rund um die Öffnung ausgebildet sein; in dieser Form finden wir sie bei *Phoxinus* und dem Jungfisch vom Aal. Sie können aber auch schon eine höhere Differenzierung erfahren und sich in gewissen Teilen des Umfanges der Abzweigungsstellen stärker entwickeln als an anderen, wie dies bei der Barbe, beim Hecht und beim ausgebildeten Exemplar des Aales zu sehen ist. Bei dem letztgenannten Tier kommt es zum Beispiel bei den langgestreckten und stark elliptisch abgeflachten Gefässöffnungen zu einer stärkeren Entwicklung der Wülste an den langen Seiten, während sie an den Enden niedriger bleiben und es entstehen so zwei sich gegenüber liegende kleine Lippen. Gerade diese Randwulst- und die sich aus ihnen ausbildenden Lippenbildungen werden wir in höchst charakteristischer Weise bei den Amphibien wieder finden.

Interessant ist bei den Fischen die Beteiligung des Endothels, dessen Zellen, wie beschrieben, auf der Kuppe der Wülste ihre flache Form verlieren und mehrschichtig angeordnet sein können.

Amphibien.

Gehen wir zur Schilderung der Formen der Arterienverzweigungsstellen bei den Amphibien über, so können wir vorausschicken, dass gerade bei den niedersten Formen der Urodelen, den Kiemenmolchen, und zum Teil auch den neotenischen Larvenformen vom Axolotl — die ausgebildete Landform konnte noch nicht zum Vergleich herangezogen werden — ganz ausserordent-

Fig. 7



Fig. 10



Fig. 8



Fig. 11 d.



Fig. 11 c.



Fig. 11 b.



Fig. 11 a.



Fig. 12 a.

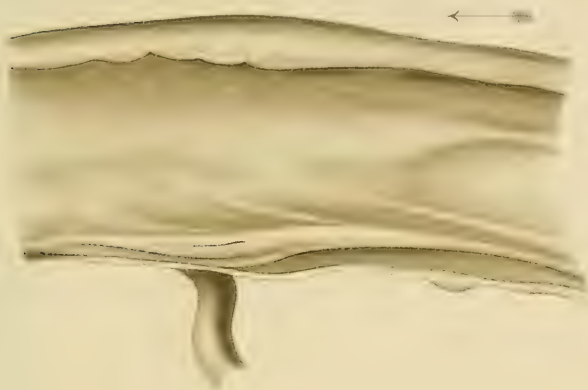


Fig. 13



Fig. 12 b.



Fig. 14

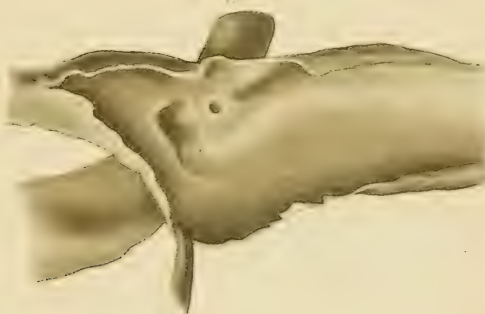


Fig. 16



Fig. 15



lich wechselnde Befunde gemacht wurden, die scheinbar ganz regellos nebeneinander vorkommen.

a) Urodela.

Megalobatrachus maximus Schlegel. Vom Riesensalamander stand mir nur ein kleines männliches Exemplar von 39 cm Länge zur Verfügung. Da es ein altes Alkoholpräparat war, so konnte es nur zu makroskopischer Untersuchung verwandt werden. Immerhin war es zur Orientierung über den Bau der Abzweigungsstellen der Aorten Zweige brauchbar und bietet, wie wir sehen werden, interessante Befunde.

Es wurden aus dem Tier die Brust- und Baueingeweide mit der Aorta zusammen herauspräpariert; da die Äste bei den Amphibien fast alle entweder seitlich oder ventral aus dem Stammgefäß abzweigen, so wurde dieses an der Dorsalseite aufgeschnitten.

Bei Untersuchung der Arterien wurde bei diesem Tiere die Beschreibung und Nomenclatur benützt, die sich bei Stannius¹⁾ und bei Hoffmann²⁾ findet. Ihr liegt in beiden Fällen Hyrtl's³⁾ Monographie über dieses Tier zugrunde.

Gegenüber der Grösse des Tieres fällt die Dünnwandigkeit der Aorta auf; diese erinnert direkt an die Beschaffenheit bei den Fischen.

Aortenvereinigung. Wie bei allen Urodelen treten die beiden gleichwertigen Aortenwurzeln unter ziemlich grossem Winkel zur Bildung der Aorta descendens zusammen.

Irgend welche Besonderheiten fallen an dieser Stelle nicht auf.

¹⁾ Stannius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Berlin 1846 u. 1854.

²⁾ Hoffmann, C. K. in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 6. 2. Amphibien.

³⁾ Hyrtl, J., *Cryptobranchus japonicus*, *Schediasma anatomicum*. Wien 1865.

Arteriae subclaviae. Die Abgangsstelle dieser beiden, unter fast rechtem Winkel aus der Aorta nach den Seiten hin hervorgehenden Arterien (siehe Taf. 17, Fig. 5a u. 5b) ist langgestreckt, elliptisch; die Aortenwand scheint rund um die Abgangsöffnung etwas verdickt, und die Ränder derselben sind abgerundet. Die Form erinnert durchaus an Verhältnisse, die sich bei Fischen, z. B. dem Hecht, finden. Sieht man in die Öffnung hinein, so liegen die sehr dünnen Wände der Anfangsteile der Gefäße von dorsal nach ventral zusammengedrückt, fest aufeinander, so dass das Lumen wie von zwei Lippen verschlossen erscheint. Erst wenn man die Aortenwand auseinander zieht (siehe Fig. 5b), wird die Ausflussöffnung rundlicher und die Gefäßwände klaffen, so dass man hineinblicken kann.

Dieses Verhalten findet sich sehr häufig bei den verschiedensten Tierarten; es ist scharf von den richtigen, vom Randwulst ausgehenden, Lippenbildungen zu unterscheiden.

Arteria gastrica anterior. Sie geht unter sehr spitzem Verästelungswinkel ventralwärts ab. Die Neigungsfläche führt ganz allmählich aus dem Niveau der Aorta in das des Gefäßes hinein. Die Verästelungskante ist im Scheitel des Verästelungswinkels gebrochen und bildet so einen cranialwärts offenen Spitzbogen. Der Saum derselben ist abgerundet und scheint etwas verdickt.

Arteria gastro-mesenterica. Auch sie geht unter spitzem Verästelungswinkel, wie die vorige Arterie, ab. Die Abgangsstelle zeigt ganz denselben Bau, nur scheint die spitzbogenförmige Verästelungskante noch länger ausgezogen; sie ist deutlich verdickt (siehe Taf. 17, Fig. 6).

Arteriae mesentericae. Es sind ihrer bei dem vorliegenden Exemplar vier Stück vorhanden; sie haben alle den zuletzt beschriebenen Verzweigungstypus. Wir finden hier bei den Darmarterien zuerst deutlich die Form der Verästelungsstellen angebahnt, die sich in höherer Ausbildung bei den übrigen

Amphibien, wie wir sehen werden, häufig wiederfindet und der ich den Namen der „Trichterbildung“ beilegen möchte.

Arteriae urogenitales et lumbales. Es sind dies eine grosse Anzahl von Arterien wechselnden Kalibers, die hauptsächlich zum Harngeschlechtsapparat führen oder zu Lumbalarterien werden. Sie gehen in unregelmässigen Abständen in zwei Reihen von den seitlichen Teilen der Aorta ab. Die meisten bilden mit dieser sehr grosse, fast rechte Winkel; häufig sind sie sogar rückläufig. Die Abgangsöffnungen sind meist rundlich, ihr Rand ist oft rundum scharf gegen die Aorta abgesetzt und scheint etwas verdickt (siehe Taf. 18, Fig. 7). Wo die Arterien unter etwas spitzerem Winkel aus dem Stammgefäss abzweigen, ist der Rand nur nach der Verästelungskante, je nach der Richtung des Abganges, an der caudalen oder lateralen Seite, deutlich gegen die Aorta abgesetzt, während an der anderen Seite eine Neigungsfläche in die Öffnung hineinführt (siehe Taf. 18, Fig. 7, a).

In anderen Fällen sieht man wie in ein scharf umrandetes Divertikel der Aorta hinein, auf dessen Grund erst das eigentliche Zweiggefäss oder mehrere solche abgehen (siehe Taf. 18, Fig. 7, b). Stellenweise scheint der Ast an der Abzweigungsstelle etwas ampullenförmig erweitert und seine dünne Wand von zwei Seiten her komprimiert, so dass sie dadurch den Eingang verengert, ähnlich wie bei den *Arteriae subclaviae* geschildert wurde.

Sehr interessant ist ferner die Abgangsstelle eines grösseren zu den Nieren und Hoden führenden Gefässes (s. Taf. 18, Fig. 7, c). Es ist hier an der caudalen Seite direkt zur Bildung einer halbmondförmigen Tasche gekommen, deren Eingang dem Blutstrom entgegen gerichtet ist. Der Rand der Tasche geht nach der lateralen Seite zu in einen Wulst über, der, etwas ins Lumen der Aorta hineinragend, den Eingang nach dieser Richtung hin begrenzt. Die ganze Begrenzungslinie desselben hat dadurch einen ungefähr ohrförmigen Umriss bekommen.

Blickt man in die Öffnung hinein, so sieht man die wieder von den Seiten her komprimierten Wandungen des Anfangsteiles des Zweiggefäßes, das erst durch Auseinanderziehen zu weiterem Klaffen gebracht werden kann.

Es finden sich ferner noch einige kleinere ähnliche Taschenbildungen, in deren Grund aber, umgeben von einem besonderen gemeinschaftlichen Randwulst, statt eines, eine ganze Anzahl kleiner Gefäße abgehen (bis fünf). Siehe Taf. 18, Fig. 7, d.

Arteriae iliacae communes. Die Abzweigungsstellen dieser Äste sind wieder nach dem Typus der Abgangsstellen der Eingeweidearterien gebaut.

Amblystoma mexicanum Cope (Larvenform).

Zwei grosse, in Formol fixierte Exemplare, ein Männchen und ein Weibchen, wurden zur Untersuchung herangezogen. Bei beiden wurden die Aorten von der Vereinigung bis zur Teilung in die *Aa. iliacae communes* mit dem Urogenitaltractus zusammen herauspräpariert. Die Aorta wurde dann von dorsalwärts aufgeschnitten.

Die Formen der Verzweigungsstellen bieten manches Interessante.

Während sie stellenweise an Befunde beim Riesensalamander und auch bei Fischen erinnern, nähern sie sich anderen Ortes wieder den für die Molche und Salamander typischen Bildungen.

Arteriae intestinales. Diese Arterien gehen ventralwärts gerichtet unter sehr spitzem Verästelungswinkel aus der Aorta hervor. An ihren Abgangsstellen finden sich Trichter- und taschenförmige Bildungen, die teils an die Befunde bei *Megalobatrachus*, teils an die der später zu besprechenden Formen bei Salamander und Molch erinnern. Bei den trichterbildungen geht, wie beim Riesensalamander, das Niveau der Aortenwand ganz sanft über eine abgerundete Neigungsfläche in das des Seitengefäßes über. Die Verästelungskante ist ein

mehr oder weniger scharfer Spitzbogen; ihr Randsaum ist abgerundet, etwas verdickt und verstreicht nach den Seiten allmählich. Der freie, mittlere Teil der Verästelungskante wölbt sich gewöhnlich nicht in das Lumen der Aorta vor; in einigen Fällen wurde das aber doch beobachtet, zum Beispiel bei der kleineren Arterie links auf Taf. 18, Fig. 8, a. Hier ragt die Verästelungskante, in der Mitte ein wenig zeltdachartig erhoben, in die Lichtung der Aorta hinein. Dieselbe Fig. 8 zeigt rechts bei b eine besonders weite Abzweigungsstelle. Man sieht wie das Niveau der Aortenwand langsam in das des Astes übergeht. Eine Verdickung der Verästelungskante gegenüber der übrigen Wand ist gut zu erkennen. Der Randsaum ist bogenförmig und verstreicht nach den Seiten und cranialwärts ganz allmählich. Seine scharf sich abhebenden Ausläufer bleiben in diesem Falle einander einigermassen parallel. An anderen Stellen finden wir aber Abgangsstellen, wo sich, bei sonst ähnlichem Verhalten, der Saum der Verästelungskante mehr entwickelt hat; er wird beiderseits, als ins Lumen der Aorta höher vorspringender Wulst, schon oberhalb der Abgangsöffnung sichtbar. Diese so entstehenden langen Schenkel der Verästelungskante sind nach ihren Enden zu divergent gerichtet.

Diese Befunde nähern sich, wie wir sehen werden, denen bei Molch-, Salamander- und Spelerpesarten, ohne jedoch dieselbe Höhe der Ausbildung zu erreichen.

Ein Gefäß bei dem weiblichen Exemplar erinnert wieder besonders an Befunde beim Riesensalamander. Die elliptische Abzweigungsöffnung eines Gefäßes, dessen Wände von den Seiten komprimiert sind, werden von einer Taschenbildung, wie wir sie bei *Megalobatrachus* beschrieben haben, überdacht.

Aa. urogenitales etc. Ihre Gefäßabzweigungen sind teils genau wie die der Subclavia vom Riesensalamander gebaut (siehe oben), andere haben mehr rundliche Öffnungen mit verdicktem Randwulst, und können dann conusartig in das Lumen der Aorta hineinstehen.

Salamandra, Spelerpes und Molge.

Unter den übrigen Urodelen schliessen sich in bezug auf die Arten der Arterienabzweigungen die Familien Salamandra, Spelerpes und Molge eng aneinander. Während wir bei den bereits beschriebenen Species eine sehr grosse Mannigfaltigkeit im Bau dieser Stellen fanden, reduzieren sich diese hier auf drei Typen:

Erstens die Trichterbildungen, zweitens die Randwulst- und Lippenbildungen und drittens die Längswulstbildungen, die in ihrer Mitte schlitzförmige, anscheinend ganz verschliessbare, Gefässöffnungen besitzen. Dieser Ähnlichkeit der Befunde wegen möchte ich die genannten drei Familien gemeinsam besprechen ¹⁾.

Ein grosses Exemplar von *Salamandra maculosa* bot die Möglichkeit, die Aorta der Länge nach aufzuschneiden und so, die bei den kleineren Spelerpes- und Molgearten nur in Schnittserien gefundenen Verzweigungsformen in toto zu Gesicht zu bekommen.

Bei allen drei Urodelenfamilien sind die Verästelungsstellen der grösseren und grossen Aortenweige, besonders der Eingeweide-, aber auch einiger Urogenitalarterien, nach dem Trichtertypus gebaut; dieser erreicht hier eine Grösse der Ausbildung, wie sie bei anderen Tieren bisher nicht wieder gefunden wurde. Alle zugehörigen Gefässe gehen unter sehr spitzem Verästelungswinkel in der Verlängerung der Längsrichtung der Aorta ventralwärts ab. Der freie Rand der Verästelungskante bildet entweder einen spitzen Winkel oder einen engen Spitzbogen. Die Kante selbst setzt sich in manchen Fällen deutlich aus zwei Abschnitten zusammen, einem rundlichen, der nach aussen gelegen an die Aortenwand angrenzt, und einem etwas dünneren

¹⁾ Bei der Orientierung über die Arterienversorgung derselben wurden benutzt: 1. Hoffmann in Bronn: Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 6. 2. 2. Bethge, E., Das Blutgefässsystem von *Salamandra maculata*, *Triton taeniatus* und *Spelerpes fuscus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. 1898.

inneren, der den Randsaum bildet. Dieser Teil kann sowohl ins Lumen der Aorta, wie nach dem Inneren des Trichters zu, umgebogen sein, wie Querschnitte zeigen. Die Seitenteile dieser Verästelungskanten laufen als divergente Schenkel, scharf von der Aortenwand abgesetzt, auseinander. Sie sind so lang, dass sie mit ihren Enden bei Salamandra bis über die Hälfte, bei *Spelerpes ruber* sogar bis zu $\frac{4}{5}$ des Aortenumfanges zwischen sich fassen können. Bei den Molgearten scheinen sie diese extreme Grösse nicht ganz zu erreichen. Oft sind die Schenkel verschieden lang. Nach ihren Enden zu nehmen sie an Höhe ab, um schliesslich zu verstreichen. Taf. 18, Fig. Nr. 10 zeigt dicht hintereinander drei solcher Trichterbildungen in der Aorta des Feuersalamanders; sie sind mit ihren Schenkeln ineinander geschachtelt und man unterscheidet deutlich den dickeren äusseren Teil und den dünneren Randsaum der Verästelungskante. Tafel 18, Fig. Nr. 11 a, b, c, d zeigt vier Querschnitte durch eine derartige Abgangsstelle aus einer Serie von *Spelerpes ruber* bei 100 facher Vergrösserung. In Schnitt a sind gerade die äussersten oberen Enden der beiden Trichterschenkel als zwei kleine, ins Lumen der Aorta hineinragende Höcker (v) zu erkennen. Der ganze, im Bild nach unten von ihnen gelegene, Teil der Aorta ist in den Bereich des Trichters einbezogen.

In Schnitt b sehen wir dieselben Schenkel (v) im Querschnitt; sie haben sich mehr der Mitte der Aorta genähert; dabei sind sie höher geworden und nach dem Trichterinneren eingebogen. Aus letzterem geht eine kleine Arterie seitlich ab; diese ist von einem niedrigen Randwulst umgeben.

Schnitt c hat die beiden Schenkel (v) direkt über der Stelle, wo sie sich zur Verästelungskante schliessen wollen, getroffen; hier sind sie ein wenig nach der Seite der Aorta aufgebogen.

Schnitt d zeigt ein wenig tiefer die Aorta und den Ast getrennt durch den untersten Teil der Verästelungskante; man sieht, dass diese sich etwas ins Lumen des Hauptgefässes vor-

wölbt. Auch hier erkennt man, wie rund um die Abgangsstelle die Arterienwand verdickt ist; zwei kleine, einander gegenüberliegende Einbuchtungen am äusseren Umfang deuten die Stelle an, wo weiter unterhalb die Trennungslinie zwischen den beiden Gefässen einschneiden wird. Gegenüber den relativ kleinen Ästen müssen diese Trichterbildungen ganz gewaltig erscheinen. Meist ist das Lumen der Aorta an den Stellen, die solche Trichter tragen, etwas in der Richtung des abgehenden Astes erweitert.

Die kleineren Äste, die aus der Aorta abzweigen, meist Aa. urogenitales engeren Kalibers und ebenso die Zweige der A. caudalis, sind von mehr oder weniger hohen Randwülsten umgeben; meist sind die Abzweigungsöffnungen oval oder elliptisch, und zwar liegt ihr langer Durchmesser in der Längsachse der Aorta. Die Randwülste sind teils ringsum von gleicher Höhe oder am vorderen und hinteren Ende ein wenig niedriger, nach der Mitte zu ansteigend, also lippenförmig. Ihr freier Rand kann entweder nach aussen umgebogen sein, so dass ein weiterer Einlauf in das Gefäss führt; er kann aber auch nach innen konvergieren, so dass er den Eingang verengt. Oft berühren sich in solchen Fällen in der Mitte die Lippen fast. Taf. 18, Fig. Nr. 11b zeigt, wie bereits oben erwähnt, eine solche Abzweigungsstelle. Es kommt häufig vor, dass in den grossen Trichtern ein, oder symmetrisch, zwei derartig ausgestattete Arterien abzweigen. In etwas modifizierter Form werden wir solche Befunde auch bei den Anuren wieder finden.

Ausser diesen Abgangsformen finden wir nun bei den Urodelen die dritte Art, die bisher nur bei diesen Tieren beobachtet wurde.

Bei der Untersuchung nämlich der aufgeschnittenen Salamander-Aorta fielen feine längsgestellte Riffe auf, die ins Lumen hineinragen; sie fanden vorn und hinten ganz fein und niedrig an und werden nach ihrer Mitte zu höher und breiter. Oft liegen mehrere solcher Gebilde nebeneinander. Zieht man an einer Stelle

mit solchen Riffen die Aortenwand der Quere nach auseinander, so wird hier und da auf der Kuppe einer solchen Falte ein meist etwas mehr dem caudalen Ende zu gelegener ganz feiner Spalt sichtbar, der erst bei starkem Querrecken mit weiterer elliptischer Öffnung klafft und uns so den Einblick in eine Gefäßabzweigung gewährt. Bei diesem Auseinanderziehen bleibt das Riff scharf umgrenzt bestehen, verstreicht also nicht etwa. Es sitzt, wie das auch die Querschnittbilder zeigen, als Wulst der Aortenwand nach innen auf. Lässt man die Gefäßwand in ihre normale Lage zurückkehren, so legen sich die Ränder wieder fest aneinander, so dass der Spalt wieder ganz unsichtbar werden kann. Diese Abgangsöffnungen gehören meist recht feinen Gefässen an; ihr Anfangsteil ist etwas erweitert, aber von den Seiten her komprimiert. Wie bereits aus der Beschreibung hervorgeht, gewinnt man den Eindruck, als ob der Einfluss, wenigstens zeitweilig, ganz versperrt werden könnte.

Da alle Randwulstbildungen bei diesen Tieren mehr oder weniger in die Länge gezogen und schmal erscheinen, so liegt es nahe, diese Längsriffe als die am stärksten in diesem Sinne ausgebildeten Formen derselben anzusprechen. Dem scheint allerdings zu widersprechen, dass man auch Längsriffe ohne Gefässabgänge findet. In einem Falle wurde der eine längere Schenkel eines grossen Trichters, in ganz ebensolcher Weise, wie die Riffe, von einer spaltförmigen Gefässöffnung durchbohrt. Auch dieser Befund lässt darauf schliessen, dass wenigstens nicht immer ein primärer Zusammenhang zwischen Riff und Gefässöffnung besteht. Auf Tafel 18 Zeichnung Nr. 10 sehen wir links ein solches Riff von der beschriebenen Form; in seiner Mitte ist die schmalgestreckte Abzweigungsöffnung eines Gefässes durch Auseinanderziehen der Aorta zum Klaffen gebracht. Der Seitenzweig hat einen Verzweigungswinkel von annähernd 90° .

Ein etwas komplizierteres Verhalten zeigt die Zeichnung Taf. 19, Nr. 12a und 12b; auch hier sehen wir einen Längswulst, der

am hinteren Ende einen feinen Schlitz hat. Zieht man an dieser Stelle die Aortenwand in die Quere auseinander, Zeichnung Nr. 12b, so sieht man, dass der Wulst an seinem hinteren Ende der Länge nach in zwei Schenkel gespalten ist, die jetzt klaffen. Der eine derselben ist nun etwas schräg von der inneren Seite her von der Abzweigungsöffnung eines Gefässes durchbohrt; auch hier haben wir in einem Wulst eine spaltförmige Öffnung, die sich, wenn der Zug nach den Seiten nachlässt, schliesst; ausserdem legt sich dann noch der andere Schenkel fest dagegen, so dass man fast nichts von einem Spalte sieht. So kommt ein doppelter Verschluss zustande. Auch dieser Nebenzweig geht unter fast 90° aus der Aorta ab.

Arteria subclavia. Bei der Abgangsstelle dieser Arterie kommen bei diesen Urodelenarten gleichfalls Randwülste vor, die die Aorta scharf von dem erweiterten Anfangsteil der Zweigarterie trennen; besonders gut ausgebildet wurden diese bei *Spelerpes fuscus* gefunden.

Über die Abgangsstellen der *Arteriae iliacae communes* müssen noch weitere Beobachtungen angestellt werden.

Bei der Vereinigung der beiden Aortenursprünge finden sich keine Besonderheiten, nur ist die Wand an dieser Stelle meist deutlich verdickt.

Besonders sei hier noch kurz hervorgehoben, dass auch in den kleineren Arterien an den Verzweigungsstellen schöne Randwulstbildungen vorkommen, die teils mehr conisch, teils lippenartig in das Lumen der Gefässe hineinragen.

Sehr interessante Befunde lieferten die Aorta und *Arteria caudalis* bei einer Querschnittserie von *Molge vulgaris*. Dem lebenden Exemplar war durch einen etwas schrägen Schnitt der Schwanz nahe seiner Wurzel amputiert worden. Es hatte zunächst eine Blutung gegeben, die dann aber zum Stehen kam. Es war dann das Tier getötet und in Formalin fixiert worden.

Die Aorta hat nun in ihren verschiedenen Abschnitten ein ganz unterschiedliches Aussehen; direkt oberhalb der Amputationsstelle findet sich an der A. caudalis und ihren Verzweigungsstellen nichts besonders Auffallendes. Das Lumen der ersteren klafft. Weiter oberhalb verhält sich die Aorta wechselnd, stellenweise ist sie absolut komprimiert, so dass man überhaupt kein Lumen wahrnehmen kann oder höchstens an den beiden seitlichen, durch die Kompression entstandenen Kanten; dann folgen Strecken, wo ihr Lumen mehr oder weniger klafft, in diesem findet sich geronnene Blutflüssigkeit, aber kaum ein Blutkörperchen. Hieran schliessen sich dann wieder ganz kollabierte Stellen, und so fort. Es ist dabei hervorzuheben, dass die ganz zusammengefallenen Partien teils dorso-ventral, teils aber auch von den Seiten her, komprimiert sind. Gehen nun in solchen Teilen der Aorta Gefässe mit Trichterbildungen ab, so haben die Ränder derselben hier das feste Aufeinanderliegen der Wand unmöglich gemacht. Es ist daher das Lumen des Stammgefässes, je nach der Lage des Trichters, durch die vorspringenden Kanten desselben, wie durch Längssepten in zwei oder drei Abteilungen geteilt. Am weitesten klafft meistens die Partie zwischen den Trichterschenkeln, und oft scheint hier die Gefässwand durch Kontraktion etwas verdickt zu sein. Die so entstandene Lichtung setzt sich dann in die nicht beeinflussten Zweiggefässe fort. Das Innere dieser Trichter sowohl wie die daraus hervorgehenden Äste sind mit Blutflüssigkeit angefüllt.

b) Anura.

Unter den Anuren boten namentlich die Frösche ein bequemes Untersuchungsmaterial, einmal durch ihre leichte Beschaffbarkeit und ihre Grösse, die ein leichteres Präparieren zulässt als die kleineren Urodelenarten, und zweitens

durch die genaue Kenntniss, die wir von ihrer Anatomie besitzen ¹⁾).

Rana temporaria L. und *esculenta* L.

Bei den Fröschen verhalten sich die Arten *Rana temporaria* und *Rana esculenta* sehr ähnlich und können daher miteinander besprochen werden. Nur einige wenige Punkte, wo sie voneinander konstant abzuweichen scheinen, müssen extra hervorgehoben werden.

Es wurden die Aorten mit ihren Verzweigungen an zahlreichen Exemplaren frisch und fixiert untersucht, ferner wurden Längs- und Querschnittserien durch sie angelegt. Ausser den Aorten wurden bei den Fröschen fast alle Hauptgefässe, wenigstens in ihren Anfangsteilen, auf ihre Verästelungsstellen hin durchgesehen. So konnte von diesen Tieren eine recht vollständige Übersicht über die in Frage kommenden Verhältnisse erreicht werden.

Arteria pulmonalis und ihre Zweige. An der Trennung der *A. pulmonalis* und *A. cutanea magna* wurden bisher keine nennenswerten Besonderheiten gefunden, ausser der gewöhnlichen Verstärkung der Wand.

In der Lunge selbst sieht man im oberen Abschnitt an den Stellen, wo aus den grossen Hauptästen der *A. pulmonalis* kleinere Zweige abgehen, hie und da Andeutungen von Randwulstbildungen um die Abzweigungsöffnungen herum.

Aorta und ihre Zweige. Die beiden getrennten Ursprungsstämme der *Aorta* verhalten sich in den meisten Fällen in bezug auf die Verästelungsstellen gleich. Die *Arteria laryngea*, *oesophagea*, *occipitovertebralis* und *subclavia* bilden mit der *Aorta* schräge Abgangsstellen mit der gewöhnlichen Verstärkung der Wand.

¹⁾ Gaupp, E., A. Eckers und A. Wiedersheims Anatomie des Frosches. Braunschweig 1899.

Auch an den Verästelungen in diesen Arterien wurden keine besonderen Befunde gemacht; nur an der Abzweigung eines kleinen Astes der Arteria occipito-vertebralis findet sich ein kleiner Trichter und ebenso, wenn auch nicht typisch ausgeprägt, an einigen Ästen der Arteria subclavia.

Bei einem Exemplar von *Rana esculenta* gehen aus der Aorta sinistra, abgesehen von den genannten Hauptzweigen, nicht weit von der Vereinigungsstelle noch zwei kleinere Arterien ab, die rund um die Abzweigungsöffnung einen hohen, in sich geschlossenen Randwulst besitzen; er ist an seinem Gipfel nach aussen etwas überhängend.

Die Vereinigungsstelle der Aorta dextra und sinistra zur Aorta abdominalis. Bekanntlich nimmt man an, dass bereits bei den Fröschen sich die beiden Ursprünge der Aorta in bezug auf die zu versorgenden Körpergebiete nicht gleichwertig verhalten. Die rechte Aorta soll hauptsächlich die Aorta abdominalis bilden, während die Arteria intestinalis communis die eigentliche Fortsetzung der linken Aorta ist. Näheres siehe Gaupp: Anatomie des Frosches, 1899. 2. Abt., 2. Hälfte, S. 276 u. 301.

Schneidet man die Aorta sinistra von der ventralen Seite her auf und verlängert man den Schnitt in die Arteria intestinalis communis hinein, so sieht man in typischen Fällen allerdings, wie erstere, einen Bogen machend, direkt in die letztere übergeht, Siehe Taf. 19, Fig. 13. Es überkreuzen sich also die beiden Aorten sozusagen an dieser Stelle und sind fest miteinander verwachsen. Am Scheitelpunkt dieses Bogens liegt dann aber ein recht grosses, ovales Loch, das die Kommunikation zwischen der Aorta sinistra und der Aorta abdominalis herstellt. Die Wände der Gefässe sind an dieser Stelle so dick, dass diese Öffnung stets klaffen muss.

Dieselbe grosse Öffnung sieht man von oben her, wenn man, wie Taf. 19, Fig. 14 zeigt, die Aorta dextra und die Aorta ab-

dominalis an der Dorsalseite aufschneidet. Sie führt, wie man auf dem Bild erkennt, in etwas schräger Richtung von unten nach oben in die Aorta sinistra hinein. Direkt oberhalb der durch das Auseinanderziehen der Gefässwände entstandenen Falte gelangt man auch in die Arteria intestinalis. Schlitzt man nun endlich, wie Fig. 15 zeigt, die Aorta sinistra und abdominalis an der Dorsalseite auf, so sieht es so aus, als setze sich die linke Aorta direkt in die Aorta abdominalis fort. Ein Beweis dafür, dass die Kommunikationsöffnung der ersteren ebenso gross wie ihr Durchmesser ist. Dicht über der Einmündung der rechten Aorta, die jetzt absolut nicht grösser als vorher die der linken erscheint, sieht man in die Abgangsöffnung der Arteria intestinalis communis hinein. Erwartet man hier also noch irgend eine besondere Vorrichtung, die die Hauptmenge des Blutes aus der Aorta sinistra in die Arteria intestinalis leitet und nur einen kleinen Teil in die Aorta abdominalis fliessen lässt, so sieht man sich getäuscht. Als Argument für leichteren Abfluss des Blutes aus der Aorta sinistra in die Arteria intestinalis communis wäre nur anzuführen:

1. Dass die Aorta sinistra an der Vereinigungsstelle etwas ventral von der Aorta dextra liegt (Taf. 19, Fig. 13).

2. Dass sie sich im Bogen abwärts in die Arteria intestinalis direkt fortsetzt (Fig. 13) und

3. dass die Kommunikationsöffnung nach der Aorta abdominalis an ihrem dorsalen Umfang liegt. Dafür, dass der Inhalt der Aorta dextra sich in die Aorta abdominalis ergiesst, ist anzuführen, dass erstere sich in geraderer Richtung in letztere fortsetzt. Zieht man nun noch das Trägheitsmoment der beiden sich überkreuzenden Blutsäulen in Betracht, so könnte man aus diesen Gründen sich vorstellen, dass die Hauptmengen derselben aneinander vorüberfliessen, ohne sich zu mischen.

Wie tief übrigens die Arteria intestinalis abzweigen kann, lehrt ein Exemplar von *Rana temporaria*, bei dem die Ab-

gangsstelle dieser Arterie etwas unterhalb der Vereinigungsstelle der beiden Aortenursprünge in der Aorta abdominalis gelegen war.

Die Verzweigungen der *Arteria intestinalis communis*,

Bei diesem Gefäss fällt wieder die beträchtliche Wanddicke auf, und zwar ist diese an der ventralen Seite grösser als an dem übrigen Umfang.

Bei der Teilung des Gefässes in die *Arteria coeliaca* und *mesenterica anterior* finden sich keine weiteren Besonderheiten ausser der bekannten Verdickung der Wand. Ebenso an der Aufzweigung der ersteren in die *Arteria gastrica sinistra* und *Arteria hepatica*.

In der *Arteria mesenterica anterior* ist die Abgangsöffnung der *Arteria lienalis* durch einen niedrigen Wulst, der aber nur in diesem Ast, nicht in die Hauptarterie sich vorwölbt, etwas verengt.

Im Verlauf der *Arteria lienalis* finden sich keine Besonderheiten.

Ähnlich verhalten sich die *Rami intestinales*, die nur hier und da Andeutungen von Randwülsten haben. An Stellen, wo sich die Zweige in zwei ungefähr gleiche Fortsetzungen aufteilen, sieht man öfter, ehe noch aussen an den Gefässen eine Teilungsfurche auftritt, einen scharfen Rand ins Lumen vorspringen. Wir werden diese Bildungen von jetzt ab noch öfter finden. Die ausführliche Besprechung derselben findet sich bei der Beschreibung der Teilung der Aorta von *Rana temporaria* in die beiden *Arteriae iliacae communes*.

In den *Rami haemorrhoidales anteriores* sahen wir ähnliche „Cristabildungen“ und an den Verzweigungsstellen dieser Äste, auch noch direkt an dem Rectum selbst Trichterbildungen.

Die Verzweigungsstellen der Aorta abdominalis.

Die Äste dieses Aortenabschnittes variieren bekanntermaßen in bezug auf ihre Zahl und Lage ganz ausserordentlich, und mit Recht bringt man diese grossen Verschiedenheiten in Zusammenhang mit der Reduction der Zahl der Gefässe gegenüber anderen Amphibienarten ¹⁾).

Am konstantesten verhält sich die Arteria mesenterica posterior, der letzte Ast der Aorta vor der Teilungsstelle. Sie geht unter sehr spitzem Winkel aus der Stammarterie ab und die Wände der beiden Gefässe sind noch eine längere Strecke miteinander fest verschmolzen. Dem schrägen Abgang entsprechend ist die Verästelungskante scharf und die Neigungsfläche fast eben, trotzdem finden wir an dieser Stelle höchstens eine sehr geringe Trichterbildung.

Von den übrigen Ästen der Aorta abdominalis sind zunächst die Arteriae urogenitales zu nennen. Sehr wechselnd in ihrer Zahl und Anordnung können sie bekanntlich als gemeinsame unpaare Ursprungsstämmchen aus der Aorta abzweigen, die sich nach kürzerem oder längerem Verlauf in zwei Äste für je eine Seite spalten. Diese Äste teilen sich dann weiter in Nieren- und Genital- resp. Suprarenalzweige. Es können aber auch die Stämmchen von vornherein getrennt für jede Seite abgehen.

Ebenso variieren die Lumbalarterien in ihrer Zahl und Lage bedeutend ²⁾).

Ausser diesen Ästen gehen noch ganz variable kleine Zweige aus der Aorta ab: accessorische Nieren- resp. Genitalarterien, ferner solche, die die Zweige des sympathischen Geflechtes begleiten etc.

Dem Wechsel der Zahl und Anordnung der Arterien ent-

¹⁾ Vgl. Gaupp, Anatomie des Frosches. S. 332.

²⁾ Näheres siehe Gaupp, Anatomie des Frosches. 2. Abt. 2. Hälfte. S. 331 f.

Fig. 17



Fig. 18

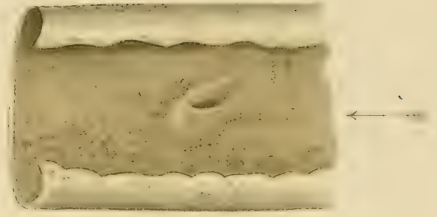


Fig. 19



Fig. 20

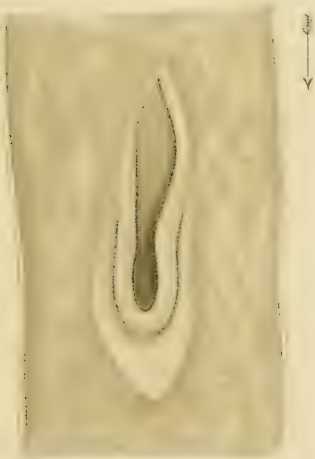


Fig. 22

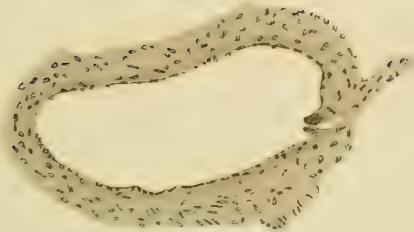


Fig. 21



Fig. 23



Fig. 24



Fig. 26



Fig. 27



Fig. 28

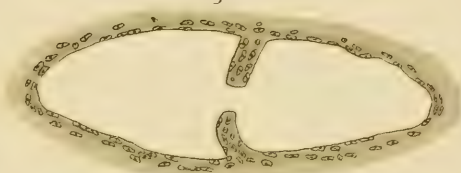


Fig. 25

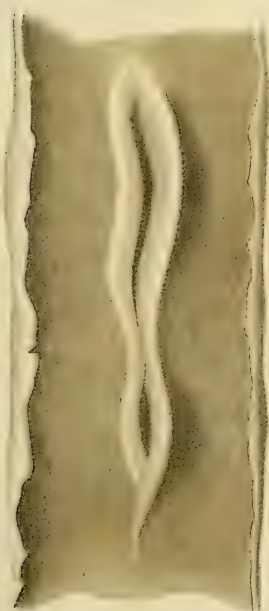


Fig. 29

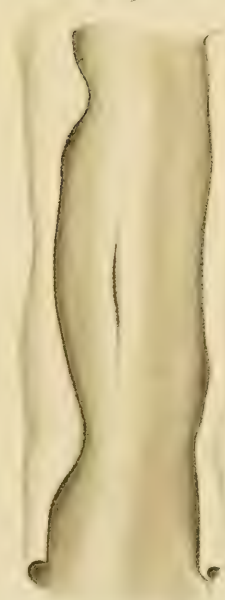
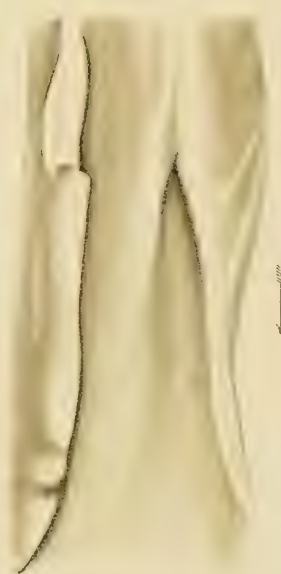


Fig. 30



sprechend variiert auch die Form ihrer Abgangsstellen ausserordentlich, und gerade hier kann man deutlich erkennen, in welch hohem Grade diese vom Kaliber des Gefässes und von der Grösse des Verästelungswinkels abhängt.

Wenn die erste Urogenitalarterie in typischer Weise als unpaarer Ast abgeht, der sich dann erst später in seine Zweige für Fettkörper und Nieren teilt, so ist ihr Verästelungswinkel meist sehr gross, und dementsprechend finden wir eine rundliche Abgangsöffnung ohne Besonderheiten.

Die übrigen Urogenitalarterien, die als unpaare Äste abgehen, pflegen spitzere Verästelungswinkel zu haben und besitzen dann gut ausgebildete Trichter. Es erinnern diese sehr an die Bildungen bei den Schwanzlurchen, erreichen aber nie dieselbe Längenausdehnung wie dort. Auch sonst finden wir, Abweichungen im Bau. Der freie Rand der Verästelungskante dieser Trichter bildet einen Rund- oder Spitzbogen und läuft in zwei Schenkel aus, die an der bei den Fröschen oft deutlich ausgeprägten Neigungskante verschwinden oder etwas über sie hinaus sich erstrecken. Die Verästelungskante ist in den meisten Fällen rundlich verdickt und erscheint am frischen Präparat bei der Aufsicht daher weisslicher als die übrige, transparentere Aortenwand. In manchen Fällen schliesst sich, ähnlich wie bei den Urodelen, an diesen Wulst nach aussen eine feine membranöse Partie an. Diese kann einen zusammenhängenden Saum bilden, der an der Kuppe der Verästelungskante am breitesten, gegen ihre Enden zu dagegen immer schmaler wird. In anderen Fällen ist sie aber an der Kuppe unterbrochen und hängt seitlich halbrund, wie zwei kleine Gardinen, über die Abzweigungsöffnung hinüber. Die äusserst zierlichen Bilder, die so entstehen, sind in Taf. 19. Fig. 16 wiedergegeben. Der verdickte Teil der Kante kann sich ins Innere des Trichters hineinwölben, er kann aber auch ins Lumen der Aorta vorspringen. Ebenso geht er entweder allmählich in den mem-

branösen Teil über, wie der Längsschnitt auf Taf. 20, Fig. 17 zeigt, oder ist ziemlich scharf gegen diesen abgesetzt.

In den meisten Fällen ragt der Trichter nur wenig ins Lumen der Aorta; es kommt aber auch vor, dass er hoch in diese hineinragt (siehe Taf. 20, Fig. 18).

Wie bei den Urodelen, so findet man auch bei den Fröschen häufig, dass noch im Trichter eine Arterie ein oder zwei Seitenzweige abgibt, die sich dann quer nach rechts und links laufend an die Aortenwand fest anschmiegen und sich erst ungefähr in der Seitenlinie von ihr frei machen. Sieht man in einen solchen Trichter hinein, so bemerkt man rund um jeden dieser kleinen Zweige einen rundlichen Randwulst vorspringen.

In einem Falle zeigte sich bei *Rana temporaria* an der Abgangsstelle einer Urogenitalarterie eine Bildung, die an die Befunde bei *Megalobatrachus* erinnert; über einer kleinen ovalen Abzweigungsöffnung stand eine grosse dreieckige Tasche, die wie ein Zeltdach mit ziemlich scharfem First ins Lumen der Aorta hineinragte. Man sah deutlich die Gefäßöffnung durch die transparente Tasche durchschimmern. Ich machte den Befund bei dem ersten Froschexemplar, bei dem ich die Aorta risch unter physiologischer Kochsalzlösung aufschnitt, und zeichnete ihn sofort. Nach diesem Entwurf ist die Fig. 19 auf Tafel 20 hergestellt worden. Leider ist das Präparat, da ich damals solche Stellen leicht wieder zu finden vermeinte, nicht aufgehoben worden. Obgleich ich nun seitdem eine Menge anderer Exemplare durchsucht habe, ist mir dergleichen bei Fröschen nie wieder begegnet.

Die kleinen aus der Aorta abgehenden Gefässe können, wenn sie unter spitzem Verzweigungswinkel abgehen, gleichfalls Trichter haben. Die Schenkel der Verästelungskante sind dann oft recht lang gestreckt und einander parallel verlaufend; ihre Länge ist manchmal auch hier ungleich. Oft sind die beiden Schenkel an ihren Enden ein wenig gegeneinander umgebogen

und nähern sich also an diesen Stellen; bei einigen berührten sie sich sogar. Ein ganz merkwürdiges derartiges Gebilde gibt Taf. 20, Fig. 20 wieder; hier hat die Verästelungskante einen schuhsohlenförmigen Umriss angenommen und ist nach aussen überhängend, so dass man mit einer feinen Sonde ringsum unter sie greifen kann; die Enden ihrer Schenkel stossen am vorderen Ende zusammen und vereinigten sich hier.

Die kleinen Ästchen endlich, die einen grossen Verzweigungswinkel mit der Aorta bilden, besitzen mehr oder weniger vorspringende Randwülste. Taf. 20, Fig. 21 zeigt zwei kleine Gefässabgangsstellen mit rundlichem niedrigem Randwulst.

Taf. 20, Fig. 22 zeigt einen Querschnitt durch eine kleine, seitlich aus der Aorta einer *Rana esculenta* abzweigende Arterie mit einem ziemlich hohen Randwulst. Die Abzweigungsöffnung ist oval, die Kanten des Wulstes berühren sich in der Mitte fast.

Auch bei den weiteren Verzweigungen der Aortenäste wurden Wulst- und Lippenbildungen gefunden.

Teilung der Aorta in die *Arteriae iliacae communes*.

Die Aufteilung der Aorta in die *Arteriae iliacae communes* erfolgt bekanntlich bei den Fröschen unter ziemlich spitzem Winkel. Sieht man sich das Innenrelief dieser Teilungsstelle an, so findet man in manchen Fällen — namentlich wurde dies bei *R. temporaria* gefunden — auf die Teilungskante eine scharf ins Innere vorspringende Lamelle aufgesetzt. Diese kann dorsal und ventral noch eine ganze Strecke weit cranialwärts von der Teilungsstelle sich fortsetzen und verstreicht dann allmählich (siehe Taf. 21, Fig. 23 und 24). Wir wollen diesen Befund als „Cristabildung“ bezeichnen. Auf Querschnitten ragt diese schon von links und rechts als Sporn ins Lumen hinein, viel früher als aussen eine Spur von Einkerbung zwischen dem linken und rechten Abschnitt der auseinander weichenden Gefässe zu sehen ist.

Bei *Rana esculenta* wurden solche Cristabildungen bisher noch nicht ausgeprägt gefunden.

An den weiteren Verzweigungen der *Arteriae iliacae communes* kommen auch Randwülste resp. Trichter vor und zwar sogar noch bei den Muskelästen, ehe sie sich in Muskeln hineinverzweigen.

Arteria carotis communis und ihre Verzweigungen.

Einzelne Verzweigungsstellen im Bereich dieser Arterien bieten uns ganz besonders interessante Befunde.

Wie bekannt, löst sich die *Arteria carotis communis* beim Frosch schon nach kurzem Verlauf in die lateral gelegene *A. carotis interna* und die medialwärts ziehende *A. carotis externa* auf. An der Teilungsstelle liegt die sogenannte *Glandula carotis*, die hauptsächlich von der *Carotis interna* gebildet wird. Die *Arteria carotis externa* kann sich sogar schon unterhalb der *Glandula carotis* von der in diese einmündenden *Arteria carotis interna* trennen. Die *Externa* läuft dann eine Strecke lang an der *Glandula* entlang und steht mit ihr durch eine Kommunikationsöffnung in Verbindung. Hier wurde dann in einem Falle eine ganz nach Art der *Valvula paradoxa* der *Aorta* gebaute Klappe gefunden.

Im Anfangsteil der *A. carotis interna* findet sich keine Besonderheit. Die Fortsetzung muss noch weiter untersucht werden.

Um so merkwürdigere Befunde bietet die *Arteria carotis externa*. Aus dieser spaltet sich nach kurzem Verlauf der medialwärts ziehende *Ramus musculo-glandularis* ab. Das Lumen dieses kräftigen Astes ist an seiner Abzweigungsstelle in der Richtung von vorn nach hinten stark in die Länge gezogen, während es von den Seiten zusammengedrückt ist. Dementsprechend ist seine Abzweigungsöffnung ein schmaler und langer Schlitz; cranialwärts ist dieser etwas weiter, caudal-

wärts ist er dagegen in eine scharfe Spitze ausgezogen. Ihr Verästelungswinkel ist fast ein rechter, während der Neigungswinkel ein ganz stumpfer ist. Bald nach ihrer Trennung von der A. carotis nimmt die Arterie eine runde Gestalt an. Die ganze Abzweigungsöffnung ist ringsum von einem hohen, ins Lumen des Stammgefäßes hineinragenden Randwulst umgeben. Am vorderen cranialen Ende ist er etwas niedriger; in der Mitte ist er höher, caudal zu flacht er sich wieder ab. Hier kann er gleichfalls in sich geschlossen sein, oder die Enden convergieren, so dass sie zusammenstossen, ohne aber verwachsen zu sein. In einem Falle klafften die beiden Enden ein wenig. Es ist bei dieser Verzweigungsstelle also ein lippenartiger Wulst gebildet, der nur einen schmalen Spalt zwischen sich lässt, und stellenweise sogar bis zur beiderseitigen Berührung genähert ist.

Die Kuppen dieser Lippen sind in der Mitte des Gefäßabganges nach aussen umgeklappt. Taf. 21, Fig. 25 zeigt diese Lippenbildung in toto, Taf. 21, Fig. 26 einen Querschnitt durch dieselbe. Der Fig. 25 diente ein Plattenmodell als Grundlage, das bis ca. 160 facher Vergrößerung angefertigt worden war.

Ich habe diese Stelle später an einem Präparat von *Rana catesbyana* aufschneiden und untersuchen können und fand hier ganz dieselbe Bildung.

Im weiteren Verlauf des R. musculo-glandularis finden sich keine Besonderheiten. Etwas weiter cranialwärts zweigt sich wieder ein kleiner Ast von der Carotis externa ab. An dieser Stelle findet sich genau dieselbe Einrichtung wieder, wie bei dem Ramus musculo-glandularis. Wie dort umschliesst die schlitzförmige Abgangsöffnung ringsum ein Randwulst und diesmal sieht man ganz deutlich, dass dieser lippenförmig in sich geschlossen ist. Auch hier sind die Lippen in der Mitte der Abgangsstellen am höchsten; sie reichten hier bis in die Mitte des Carotislumens.

Bei den übrigen Verzweigungsstellen der *Carotis externa* wurden bisher keine solche Bildungen festgestellt.

Diese Anlagen an den Verzweigungsstellen der *Arteria carotis externa* des Frosches sind die am besten entwickelten Lippenbildungen, die bisher beobachtet wurden.

Bombinator pachypus Bonap.

Untersucht wurden die *Aorta dextra* und *sinistra* mit den Abgangsstellen ihrer Zweige, ihre Vereinigung zur *Aorta abdominalis*, die Abgangsstellen der Äste der letzteren und die Teilung in die *Arteriae iliacae communes*.

Bei den Unken finden wir in bezug auf die *Aorta* und ihre Nebenzweige Verhältnisse, die diese Tiere gegenüber den Fröschen primitiver erscheinen lassen. So geht z. B. die *Arteria intestinalis communis* aus der *Aorta abdominalis*, also unterhalb der sonst keine Besonderheiten bietenden Vereinigungsstellen ab. Ferner stehen die *Arteriae urogenitales* mit ihren Anfangsteilen seitlich meist fast rechtwinkelig zur *Aorta*, und auf dem Querschnitt sieht man, dass ihr Verästelungsteil die Aortenwand entweder in ziemlich gerader oder in dorsal oder ventral schräger Richtung durchsetzt. Nirgends findet man, wie bei den Fröschen, gemeinsame unpaare Ursprungsstämme dieser Gefäße, die sich dann erst später in Zweige für die beiden Nieren teilen. Ihre Zahl ist ausserdem höher als bei den Fröschen, und bemerkenswert ist auch, dass schon vor der Vereinigung aus der *Aorta dextra* und *sinistra* mehrere *Arteriae urogenitales* abzweigen.

Der Kleinheit dieser Tiere gegenüber fällt die bedeutende Wandstärke der *Aorta* und anderer Arterien auf. Die typischen Einrichtungen an den Verzweigungsstellen der Gefäße sind den Fröschen gegenüber vielfach rudimentärer. Um so merkwürdiger ist nun, dass man gerade bei den Unken am Abgang der *Arteria intestinalis communis* eine spezifische Bildung findet, die den Fröschen stets zu fehlen scheint. Es geht diese Arterie unter

grossem Verästelungswinkel aus der Aorta ab; oberhalb buchtet sich die Stammarterie ventralwärts aus, so dass eine sanft gebogene Neigungsfläche in die Abgangsöffnung hineinführt. Die Verästelungskante trägt nun einen Wulst, der die untere Hälfte der Öffnung des Gefässes scharf gegen die Aorta begrenzt. Taf. 21, Fig. 27 stellt einen Querschnitt durch diese Stelle dar. Das freie Ende dieses Wulstes ist gegen die Lichtung der Aorta zu umgeklappt. Am Scheitelpunkt der Verästelungskante ist dieser Wulst eingekerbt. Wir haben hier also eine Art rudimentärer Trichterbildung.

Die *Arteria mesenterica posterior* hat einen schön ausgebildeten, in die Aorta weit vorspringenden Randwulst, der lippenförmig die Abzweigungsöffnung zu umgeben scheint.

So finden wir bei den Eingeweidearterien Einrichtungen, die den Fröschen fehlen.

Arteriae subclaviae. Diese gehen in schräger Richtung von der Aorta ab, ihre Verästelungskante ist scharf, eine Trichterbildung kommt aber nicht zustande.

Arteriae urogenitales. Die Befunde an ihren Abzweigungsstellen sind wechselnde. Da keine derselben mit der Aorta einen in der Verlängerung der Längsachsen gelegenen Verästelungswinkel bildet, kommen Trichterbildungen gar nicht vor. Wir finden vielmehr bei den Arterien, die die Wand des Stammgefässes in gerader Richtung durchbohren, gar keine Besonderheiten oder mehr oder weniger deutlich ausgebildete Randwulstbildungen. Meist sind dann diese am cranialen und caudalen Ende niedrig und in der Mitte am höchsten; so können sie also lippenartigen Charakter annehmen. Durchsetzt das Zweiggefäss das Hauptgefäss, wie oben beschrieben, in dorsal oder ventral schräger Richtung, so pflegt die Verästelungskante scharf zu sein, und kann dann verlängert mehr oder minder stark ins Lumen der Aorta schräg vorspringen. So kommen hier wieder, veranlasst durch die Abgangsrichtung der Gefässe,

Formen zur Entwicklung, die an die Befunde bei niederen Wirbeltieren erinnern.

Arteriae iliacae communes. An der Bifurcationsstelle ist der Teilungskante eine schön ausgebildete Crista aufgesetzt (siehe Taf. 21, Fig. 28), die sich eine ganze Strecke weit in die Aorta hinauf verfolgen lässt.

Auch im Verlauf einiger Seitenäste wurden an Teilungsstellen bei der Unke noch Lippenbildungen und an einer Stelle auch Trichterbildungen nachgewiesen, einmal sogar in einer Nierenarterie ein deutlicher Randwulst, schon nachdem sie in die Niere eingetreten ist.

Bufo vulgaris Laurent.

Die Kröten scheinen ähnliche Befunde zu bieten wie Bombinator, doch müssen sie noch genauer untersucht werden.

Stellen wir kurz die bei den Amphibien gefundenen Formen der Arterienabgangsstellen zusammen, so finden wir:

1. Grössere oder kleinere Abgangsstellen mit ovalen bis schlitzförmigen Eingangsöffnungen, deren grösserer Durchmesser in der Längsrichtung der Aorta liegt, und mit etwas verdicktem, kaum vorspringendem Randwulst. Die Gefässe, denen diese angehören, zweigen seitlich meist unter ziemlich grossem Verästelungswinkel aus dem Stammgefäss ab, am häufigsten ist dieser dorsal oder ventralwärts gerichtet. Oft ragt in diesem Falle nur die Verästelungskante etwas stärker ins Lumen vor.

Diese Formen erinnern an die Befunde bei den Fischen.

Wir treffen sie bei *Megalobatrachus* und *Amblystoma*; verbunden mit allgemeiner grösserer Wanddicke der Arterien bei *Bombinator* und *Bufo*.

2. Abgangsstellen mit rundlicher Öffnung, deren Rand rundum, oder der Verästelungskante entsprechend, scharf abgesetzt

ist. Sie führt in eine flache, divertikelartige Ausbuchtung der Aorta, auf deren Grund eine oder mehrere Arterien ihren Ursprung nehmen. Diese pflegen unter grossem Verästelungswinkel abzuzweigen (*Megalobatrachus*).

3. Randwulstbildungen, Lippenbildungen. Meist kleine Abgangsstellen mit rundlicher, ovaler, bis langgestreckter Abzweigungsöffnung, die von einem scharf abgesetzten hohem Randwulst umgeben sind. Dieser ist a) rundum gleich hoch, oder b) bei länglicher Öffnung an beiden Enden niedriger, nach der Mitte zu höher werdend: Lippenbildungen. Der Randwulst kann in beiden Fällen nach aussen auseinander gebogen sein oder gerade in der Verlängerung der Wand des Arterienzweiges ins Lumen des Stammgefässes hineinragen. Das freie Ende kann endlich auch nach innen konvergieren und so den Eingang ins Zweiggefäss verengern. Ob diese Verschiedenheiten der Stellung des Randwulstes von Haus aus so angelegt und feststehend sind, oder verschiedene Phasen gleich gebauter beweglicher Bildungen, die etwa durch Kontraktion und Dilatation hervorgerufen werden, darstellen, kann zurzeit noch nicht festgestellt werden. (Hervorgehoben sei, dass in allen Fällen im Innern der Wülste elastisches Gewebe vorhanden ist, und in einigen Fällen auch Muskelzellen gesehen wurden.) Randwulstbildungen finden sich bei sämtlichen untersuchten Amphibienfamilien. Die Lippenbildungen sind am typischsten bei Fröschen ausgebildet (*Carotis*).

4. Schlitzförmige, in der Längsrichtung der Aorta verlaufende Abgangsstellen, die auf der Höhe von langen, ebenso gerichteten Längsriffen abgehen. Sie finden sich bei *Salamandra* und *Spelerpes*. Ob sie ihrer Entwicklung nach in Beziehung zu den Randwulstbildungen stehen, kann noch nicht entschieden werden.

6. Trichterbildungen. Ihr Eingang ist gegen den Blutstrom gerichtet. Sie finden sich bei spitzwinkeligem Ver-

ästelungswinkel, der in der Richtung der Längsachse der Aorta gelegen ist. Der freie Rand der Verästelungskante bildet einen Rund- oder Spitzbogen, er läuft in zwei parallele oder divergierende Schenkel aus; diese können entweder in der Gegend der Neigungskante aufhören (*Rana*) oder sich über diese bis zu beträchtlichen Längen hinstrecken. Die Schenkelenden können sich wieder einander nähern. Eine Neigungskante kann ausgeprägt sein, oder es führt eine ganz sanft gebogene Neigungsfläche aus der Aorta in das Zweiggefäß. Diese Trichter können mehr oder weniger stark ins Lumen des Hauptgefäßes hineinragen.

6. Cristabildungen. Auf die Verästelungskante zweier sich dichotomisch teilender gleich starker Arterien setzt sich eine scharf in die Lichtung vorspringende Lamelle auf, die auf dem Scheitel der Kante am höchsten ist, hier manchmal eine Kerbe trägt und, in der Richtung gegen den Blutstrom niedriger werdend, nach längerem oder kürzerem Verlauf verstreicht. Die Cristabildung lässt sich ohne weiteres aus der Trichterbildung ableiten, wenn man annimmt, dass das Zweiggefäß, das bei der letzteren kleiner als das Stammgefäß ist, hier das gleiche Volumen annimmt. Die Cristabildungen kommen vor bei *Rana temporaria* und *Bombinator*.

7. Taschenbildungen. Über den rundlichen oder ovalen Abgangsöffnungen von einem oder mehreren Aortenzweigen wölbt sich eine Tasche, deren Eingang gegen den Blutstrom gerichtet ist. Ob zwischen diesen Taschen und den Trichterbildungen ein Zusammenhang besteht, kann zurzeit noch nicht festgestellt werden. Gefunden wurden sie bei *Megalobatrachus*, selten bei *Amblystoma*, in einem Falle bei *Rana temporaria*.

Reptilien.

Vergleichen wir den Bau der Gefäßverzweigungsstellen der Reptilien mit denen der Amphibien, so finden wir hier nirgends

mehr so ausgebildete Randwulst- oder Trichterbildungen, wie bei letzteren. Wo solche vorkommen, sind sie bedeutend rudimentärer entwickelt und können schliesslich ganz fehlen. Am stärksten finden wir sie noch bei den Lacertiliern, soweit sie Extremitäten besitzen. Wir wollen die Besprechung daher mit ihnen beginnen ¹⁾).

a) Lacertilia.

Lacerta agilis L. et *viridis* Laurenti.

Die zu beschreibenden Befunde wurden an Querschnittserien erhoben. Beide Arten, wie überhaupt die Lacertiden, scheinen sich sehr ähnlich zu verhalten. Auch bei ihnen sieht man wieder deutlich die Abhängigkeit der Bildungen von der Grösse des Verästelungswinkels und von der Grösse und Richtung des abgehenden Gefässes.

Die kleinen, meist unter grösserem Winkel seitlich aus der Aorta abzweigenden Arterien haben ovale Abgangsöffnungen. Um diese ist ein niedriger Randwulst angelegt, der entweder rundum gleich hoch oder an den Enden des Ovals niedriger ist, und nach der Mitte zu höher ansteigt, also Lippenform hat.

Gehen die Arterien, was meist bei den grösseren der Fall ist, unter spitzem, sich in der Längsrichtung der Aorta erstreckendem Verästelungswinkel ab, so kommen Trichterbildungen zustande. Der Trichterrand ist meist rundlich geformt, seine Schenkel sind kurz und scheinen nie über die, oft gut ausgeprägte, Neigungskante cranialwärts sich hinauszustrecken.

Besonders muss hier noch hervorgehoben werden, dass bei den Eidechsen, namentlich vor der Vereinigung der Aorta,

¹⁾ Bei der Orientierung über die Gefässanordnung der Reptilien wurden benutzt: Hoffmann in Bronns Klassen und Ordnungen. Bd. 6, 3 und Hochstetter, Über Varietäten der Aortenbögen, Aortenwurzeln und der aus ihnen ausgehenden Arterien bei Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. 29. 1902. Derselbe, Über die Arterien des Darmkanals der Saurier. Morphol. Jahrb. 1898.

cranialwärts rückläufige Arterien vorkommen, die unter spitzem Verästelungswinkel abgehen: z. B. die Arteria subclavia. Diese bilden dann mit der Aorta Trichter, deren Eingang caudalwärts sich öffnet, und also umgekehrt gerichtet sind. Ihr Bau gleicht sonst ganz dem der anderen. Solche Befunde wurden bei den Amphibien bisher nirgends gemacht.

Die Arteriae iliacae communes gehen unter spitzem Winkel und gleichfalls mit Trichterbildung aus der Aorta ab.

An den Abzweigungsstellen der grösseren Eingeweideäste findet man ausser Wandverdickungen keine Besonderheiten.

Auffallend ist bei den Eidechsen die Dickwandigkeit der Arteria caudalis; nachdem sie das Becken verlassen hat, hat sie bei relativ engem Lumen eine fast doppelt so starke Wand, als die Aorta abdominalis. Trotzdem finden wir an den Abgangsstellen der Seitenzweige gut ausgeprägte, wenn auch nicht hohe Randwülste.

Ophiosaurus apus Pallas¹⁾.

Die zahlreichen kleineren, meist seitlich aus der Aorta dieser Tiere abzweigenden Arterien besitzen enge elliptische Öffnungen, die erst bei seitlichem Auseinanderziehen ovaler werden; sie sind von einem verdickten, wenig oder gar nicht prominenten, Randwulst umgeben. Auch wenn der Verästelungswinkel ein ganz spitzer und in der Längsrichtung der Aorta sich öffnender Winkel ist, kommt keine ausgesprochene Trichterbildung zustande.

Die grossen Darmarterien haben rundliche Abgangsöffnungen.

Varanus salvator Laurenti²⁾.

Bei den grossen Lacertiliaarten, z. B. *Varanus*, scheinen sich die Befunde an den Verästelungsstellen bedeutend zu verein-

¹⁾ Altes Alkoholexemplar, nur zu makroskop. Untersuchung verwendbar.

²⁾ Spirituspräparat von 63 cm Länge.

fachen. Da mir bisher noch kein für mikroskopische Untersuchungen geeignetes Material zur Verfügung stand, so beschränken sich meine Studien auf die makroskopische Inspektion von Alkoholmaterial.

Die seitlich aus der Aorta abzweigenden Äste haben meist an ihrem Ursprung ein etwas erweitertes, aber in dorso-ventraler Richtung zusammengedrücktes Lumen; daher sind ihre Eingangsöffnungen langgestreckt und ganz schmal. Die Ränder sind abgerundet, vielleicht etwas verdickt; sie liegen oft fest aufeinander und klaffen nur in der Mitte ein wenig.

Auch hier ist die Arteria subclavia rückläufig, sie hat daher ähnlich, wie bei den Lacertaarten geschildert wurde, einen Trichter, dessen Einlauf caudalwärts gerichtet ist. Der Randsaum hat halbrunde Form.

Die aus der Aorta sinistra abgehende Arteria gastrica hat eine ovale Abzweigungsöffnung ohne Besonderheiten.

Die Anastomose zwischen den beiden Aorten ist ziemlich kurz und eng; sie zweigt in schrägerer Richtung etwas mehr cranialwärts gelegen schräg aus der Aorta sinistra ab und mündet ebenso in die Aorta dextra ein. Dieser Richtung entsprechend, finden wir in der Aorta sinistra einen Trichter, dessen Einlauf cranialwärts, in der Aorta abdominalis einen solchen, dessen Auslauf caudalwärts gerichtet ist. Die Randsäume sind in beiden Fällen halbrund.

Auch die Abgangsstellen der Arteriae iliacae communes haben ebenso gebaute Trichter.

b) Crocodilia.

Bei den Crocodiliern stand mir für das erste nur ein Alkoholpräparat vom Alligator mississippiensis Daudin zur Verfügung, das sich ausschliesslich zur makroskopischen Untersuchung eignete.

Alligator mississippiensis Daudin¹⁾. Die Abzweigungs-

¹⁾ Kleines Exemplar von 48 cm Länge.

stelle der Arteria subclavia verhält sich ganz ähnlich wie die des Varanus; ebenso auch die Abgangs- und Einmündungsstelle der Aorten Anastomose, nur bildet in allen drei Fällen der Randsaum keinen Rund-, sondern einen sehr schmalen, scharfen Spitzbogen. Taf. 21, Fig. 30 zeigt die Einmündung der Anastomose in die Aorta.

Die Abgangsstellen der grossen Eingeweidearterien bieten keine Besonderheiten.

Die kleineren Äste haben meist langgestreckte, spaltförmige Abzweigungsöffnungen, die in der Längsrichtung der Aorta verlaufen und sich, wie bei Varanus verhalten. Taf. 21, Fig. 29 zeigt ein solches Gefäss; es kann erst durch Auseinanderziehen der Aorta in die Quere, zum Klaffen gebracht werden. Die der Verästelungskante entsprechende Lippe ragt etwas über die andere vor und in die Lichtung der Aorta hinein.

Interessant sind die Abgangsstellen der Arteriae iliacae communes (siehe Tafel 22, Fig. 31 und 32). Schneidet man die Aorta und den Anfangsteil der Arteria caudalis von der Dorsalseite her auf, so sieht man einen grossen Trichter mit einem spitzbogenförmigen Randsaum; seine Schenkel ziehen etwas über die scharf ausgeprägte Neigungskante hinaus. Sieht man von vorn in diesen Trichter hinein, so erblickt man in seinem Innern die senkrecht stehende Teilungskante der beiden Arterien. Wir haben hier also einen, wenn auch kurzen, gemeinsamen Anfangsteil der Arteriae iliacae communes. Auf den beiden Schenkeln dieses Trichters gehen beiderseits zwei kleine Gefässe ab, ihre Öffnung durchbohrt diese; sie ist ganz schmal und klafft erst, wenn man die Aorta ein wenig in die Quere zieht (siehe Taf. 22, Fig. 32 links). Es erinnert dieser Befund an die Arterienabgangsstelle auf den Längsriffen bei Salamandra.

Im Anfangsteil der Arteria caudalis, die übrigens ganz glatt über den Iliacatrichter fortzieht, sieht man ein ganz kleines Gefäss mit spaltförmiger Öffnung und deutlich ausgeprägtem Randwulst.

c) Ophidia.

Tropidonotos natrix L. Zwei Exemplare wurden zu makroskopischer und mikroskopischer Untersuchung verwandt.

Die in grosser Zahl meist seitlich abgehenden kleineren Zweige sind alle sehr ähnlich gebaut. Wir finden auch hier die schlitzförmigen, mit ganz gering entwickeltem, oft kaum vorragendem Randwulst versehenen Abzweigungsöffnungen wieder, wie sie bei den Varanen und dem Alligator beschrieben wurden.

Die Einmündung der Aorten Anastomose bildet eine elliptische Öffnung mit verdicktem Randsaum; dieser ist an der Verästelungskante stärker ausgeprägt. Über die Formen der Abgangsstellen der grossen Darmarterien müssen noch nähere Untersuchungen angestellt werden.

d) Chelonia.

Emys orbicularis L. Bisher wurde nur diese eine Art untersucht. Es war ein grosses Exemplar, bei dem die Abgangsstellen teils in toto, teils in mikroskopischen Querschnittserien studiert wurden.

Es fällt bei diesen Tieren sofort die ganz gewaltige Entwicklung der Gefässwände auf, die sogar noch in kleinen Ästen ausgeprägt ist. Es scheint besonders die Muskulatur der Wand eine starke Ausbildung erfahren zu haben. Dieser Dicke der Wandungen entsprechend, pflegen sich an den Verzweigungsstellen der Aorta keine spezifischen Einrichtungen auszubilden.

Eine Andeutung von Randwulst (Lippenbildung) fand sich bisher nur in einem Arterienzweige in der Wand des Enddarmes.

So finden wir bei der Klasse der Reptilien die spezifischen Apparate an den Verzweigungsstellen der Arterien, die bei einzelnen Amphibien eine so hohe Ausbildung erhalten hatten, teils

in rudimentärer Form wieder (Lacertilier, Crocodilier, Ophidier), teils sind sie ganz verloren gegangen (Chelonier).

Offenbar verlieren sie bei stärkerer Entwicklung der Arterienwände allmählich ihre Bedeutung.

Vögel.

Die vier bislang makroskopisch und mikroskopisch untersuchten Vogelarten verhalten sich in bezug auf die Verästelungsstellen ihrer Aortenzweige sehr ähnlich, so dass sie in Kürze zusammen besprochen werden können. Wie unter den Reptilien bei den Schildkröten, so sind auch bei den Vögeln die Arterien sehr dickwandig; ihre Muskulatur ist äusserst stark entwickelt. Trichterbildungen können an den Abgangsstellen der grossen Darmarterien vorkommen, so fand sich zum Beispiel bei *Astur palumbarius* L. eine solche am Ursprung der *Arteria coeliaca* (siehe Taf. 22, Fig. 33). Eine ganz glatte Neigungsfläche führt hier schräg in den Seitenast; die Verästelungskante überdeckt ihn und wölbt sich flach ins Lumen des Stammgefässes vor. Der ziemlich dicke Randsaum hat die Form etwa eines maurischen Bogens. Die anderen Gefässe gehen meistens unter grösserem Verästelungswinkel von der Aorta ab; sie können sogar etwas rückläufig sein. Ihre Öffnungen sind meist rundlich oder bilden quer zur Längsrichtung des Stammgefässes gestellte Ovale. Diese Form der Gefässöffnung scheint den niederen Wirbeltierklassen ganz zu fehlen. Randwülste kommen nirgends vor.

Die im Anfangsteil der *Arteria mesenterica superior* der Gans von Tiedemann¹⁾ und Barkow²⁾ gefundenen, später von v. Leydig³⁾ nachuntersuchten „Klappen“ haben, wie es

¹⁾ Tiedemann wird bei Bronn und v. Leydig zitiert, genauere Literaturangabe fehlt.

²⁾ Barkow, *Disquisitiones recentiores de arteriis mammalium et avium*. Nov. Act. Acad. Leop. Car. 20. 1843. S. 607.

³⁾ v. Leydig, *Lehrbuch der Histologie*. S. 416 ff. Siehe auch Gadow in Bronn, *Klassen und Ordnungen*. Bd. 6. 4.

Fig. 31



Fig. 32

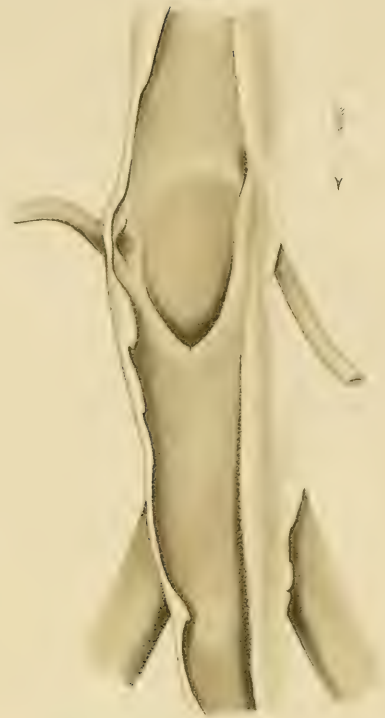


Fig. 33



Fig. 34



Fig. 35



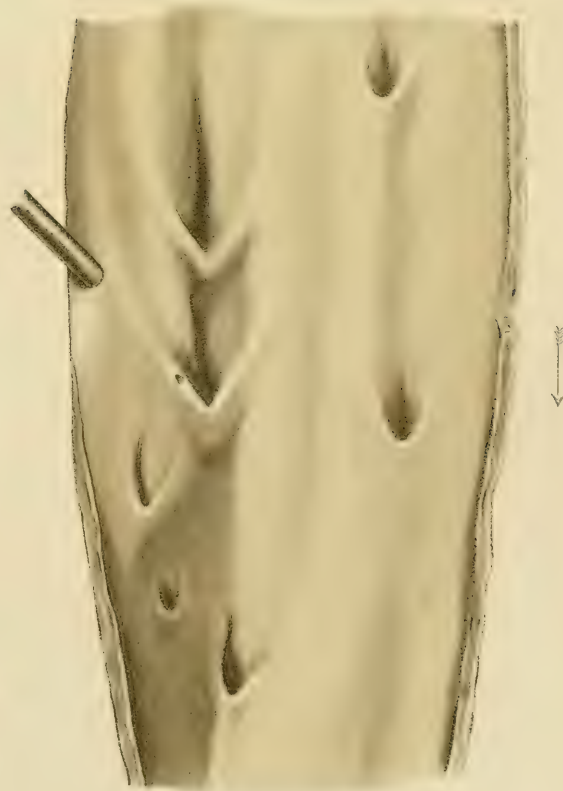
Fig. 34



Fig. 37



Fig. 36



scheint, mit den Abgangsstellen der Seitenäste direkt nichts zu tun. Es bildet bei diesem Vogel diese Arterie nach den genannten Autoren einen kurzen weiten sinusartigen Stamm, aus dem dicht nebeneinander fächerförmig die ziemlich dünnen weiteren Äste ihren Ursprung nehmen. Zwischen diesen ragen eine Anzahl Septen klappenartig ins Innere der Arterie hinein. Die oberen von diesen sind regelmässiger quer gestellt, die unteren „verbinden sich mehr netzförmig“ (v. Leydig); diese Falten sollen der Hauptmasse nach aus elastischem Gewebe bestehen, Muskelzellen sollen spärlich vertreten sein.

Säugetiere.

Ungleich deutlicher und häufiger als bei den Vögeln treten die Trichterbildungen an den Abzweigungsstellen der Arterien wieder bei den Säugetieren auf. Sie lassen sich hier, wenigstens als Rudimente, stellenweise in allen Familien bis zum Menschen hinauf nachweisen. Randwulst- und Lippenbildungen sind dagegen bisher auch in dieser Klasse nicht gefunden worden.

Die Art der Ausbildung der Trichter steht auch hier wieder in engster Beziehung zur Dicke der Gefässwand. Dass gerade diese Form sich hier leicht erhalten konnte, ist der Tatsache zuzuschreiben, dass sehr viele Zweige der Hauptarterienstämme bei den Säugern unter spitzem und in der Längsrichtung der Stammgefässe verlaufendem Verästelungswinkel abzweigen. Dieses finden wir z. B. an der Aorta bei fast allen kleineren Zweigen, und eine Ausnahme hiervon machen stellenweise nur einige der ganz grossen Äste.

Betont sei hier noch, dass auch in dieser Tierklasse wie bei den Vögeln, bei vielen Arten die Abgangsstellen der kleineren und mittelgrossen Zweige einen grösseren Quer- als Längsdurchmesser besitzen. In diese Öffnungen führt schräg eine Neigungsfläche hinein; häufig ist eine Neigungskante deutlich ausgeprägt. Die Verästelungskante überbrückt nun diesen

flachen und schrägen Eingang und ihr Rand bildet einen Halbkreis, der an den gut ausgebildeten Stellen an seinem Scheitelpunkt eine Einkerbung zeigt. Er kann auch hier dadurch etwa die Form eines maurischen Bogens annehmen. Die beiden Schenkel der Kante überragen mehr oder weniger deutlich die Neigungskante. Öfters findet man von der Kerbe einen feinen Grat ausgehen, der sich eine Strecke weit caudalwärts verfolgen lässt, um allmählich zu verstreichen. Schaut man in die Abgangsöffnung hinein, so ist auch bei diesen Tieren häufig die Wand des Zweiggefässes am Ursprungsteil von den Seiten her zusammengedrückt. Sie wulstet sich dann ins Innere des Trichters von links und rechts vor und lässt nur einen kleinen Spalt zwischen sich klaffen. Oft scheint auch der Ursprungsteil von aussen her wie eingeschnürt und rund um eine ganz enge Öffnung bildet die Wand sodann unregelmässige radiär angeordnete Falten. Selbst an den dickwandigsten Arterien kann man solche Befunde machen und es gehört dann eine ganz beträchtliche Kraft dazu, um das Lumen zu stärkerem Klaffen zu bringen. Vergleicht man nun die Arterien der verschiedenen Säugetierfamilien untereinander, so ist festzustellen, dass unter den bisher untersuchten Vertretern die Verästelungsstellen der Insectivoren, z. B. des Maulwurfs, in ihrem Bau noch am meisten an die Befunde der niederen Wirbeltierklassen erinnern.

Wie die Gefässwände dieser Tiere überhaupt, so ist auch die Aortenwand dünn; die Abgangsöffnungen bilden hier meist noch längsgestellte Ovale. In den häufigsten Fällen finden wir an ihnen die Trichterform gut ausgebildet. Die Verästelungskante ist bogenförmig und ihre Schenkel ziehen seitlich, als lange feine Riffe in die Lichtung der Aorta vorspringend, mehr oder weniger weit über die Neigungskante hinaus. Oft sind ihre Enden, wie es bei den niederen Klassen sich fand, einander bis zur Berührung genähert, siehe Taf. 22, Fig. 34.

Deutlich ausgebildet findet man die Trichter auch an den

relativ dünnwandigen Arterien der Carnivoren; sie haben hier meist Spitzbogenform. Beim Hund sehen wir sie beispielsweise an allen Abgangsstellen der Äste der Aorta descendens. — sogar bei der Arteria coeliaca, den Arteriae mesentericae und renales, siehe Taf. 23, Fig. 36. Wir finden sie ferner bei diesem Tier sowohl in den Carotiden wie in den grösseren Extremitätenarterien wieder.

Etwas weniger typisch, aber immerhin deutlich genug erkennbar, besitzen sie die Nagetiere.

Am undeutlichsten ist die Trichterform bei den Huftieren ausgeprägt, bei den Tieren, die ja besonders dickwandige Arterien haben. Hier finden wir oft nur schräge, wie etwa von einer Fingerkuppe herrührende, Eindrücke in die Aortenwand. Eine Neigungsfläche, die von einer rundlichen Verästelungskante überdeckt wird, führt in diese Grube und am Grund derselben setzt sich dann in schräger Richtung der Ursprungsteil des Astes, oft in der oben geschilderten Weise comprimiert, fort, siehe Taf. 23, Fig. 35.

Bei den niederen Affenarten scheinen die Trichterformen wieder deutlicher zu sein; bei Hapale (siehe Taf. 23, Fig. 37) haben die Abzweigungsstellen der Seitenzweige der Aorta ovale Öffnungen, die längsgestellt sind, wie bei den Insectivoren, aber nicht den aufgeworfenen Randwulst besitzen. Beim Menschen, dessen Gefässe bekanntlich recht dickwandig sind, variiert die Ausbildung sehr; angedeutet findet man sie aber stellenweise in jeder Aorta, an den Abgangsstellen der Inter-costal- und Lumbalarterien. Es sind hier nämlich die Öffnungen dieser Gefässe nur hier und da rundlich oder oval; sehr viele besitzen eine dreieckige Form. Die Basis des Dreiecks entspricht der Neigungskante, die beiden Seiten, die die caudalwärts gerichtete Spitze bilden, der Verästelungskante. An manchen Stellen erstrecken sich diese beiden Schenkel ein wenig über die Neigungskante hinaus. Von dieser aus führt eine

schräge Fläche in das abzweigende Gefäss. Dieses kann von der Neigungsfläche scharf abgesetzt und an seinem Beginn von den Seiten her komprimiert sein, siehe Taf. 23, Eig. 38. Die dreieckige Form der Abgangsstellen sind wohl jedem, der eine menschliche Aorta aufgeschnitten und genau betrachtet hat, schon aufgefallen, und man sieht sie auch auf Abbildungen richtig dargestellt. Dass hierin aber die letzten Andeutungen einer bei niederen Wirbeltieren höher entwickelten und funktionell viel bedeutsameren Einrichtung zu sehen ist, konnte man nicht ahnen und so hatte man bisher dem Befund keine weitere Aufmerksamkeit geschenkt.

Zusammenfassung der Befunde. Überblick über ihr Vorkommen und mutmassliche funktionelle Bedeutung.

Über eine grosse Fülle der Formen sehen wir beim Übersehen der ganzen, bei den einzelnen Vertretern der Wirbeltierklassen an den Verzweigungsstellen der Arterien gemachten Befunde zurück. Und doch lassen diese sich, wie wir erkannt haben, mit geringen Ausnahmen auf einige wenige Grundtypen zurückführen, die ihrerseits wieder eine Ableitung von den primitivsten Ausgangsformen erlauben.

Der eine Grundtypus ist der Randwulst um die Abgangsöffnung mit seinen mannigfachen Modifikationen. Er entwickelt sich wahrscheinlich wieder aus der einfachen Verstärkung der Gefässwände an den Verzweigungsstellen.

Der zweite Grundtypus ist die spitzwinkelige Verästelung, die, wenn die Längsachse des Ursprungsteiles des Nebengefässes

annähernd in eine Ebene mit der Längsachse des Hauptgefässes fällt, zur Trichterbildung führen kann.

Diese beiden Typen finden wir nun bei den Vertretern der verschiedenen Wirbeltierklassen in mannigfaltigster Weise ausgebildet. Mit ganz primitiven Anfängen bei den Fischen beginnend, entwickeln sie sich zu immer höheren Formen, um bei den Amphibien den Höhepunkt ihrer Ausbildung zu erreichen. Teilweise erhalten, oft aber doch schon den Eindruck des in Rückbildung begriffenen machend, begegnen wir ihnen noch bei den Reptilien mit Ausnahme der Schildkröten. Hier wurden sie bisher fast ganz vermisst und ebenso fehlen sie den Vögeln grösstenteils. Endlich finden sich diese Bildungen dann wieder bei den Säugetieren in mehr oder weniger gut ausgeprägten Andeutungen bis zum Menschen hinauf erhalten.

Fragen wir nun nach der funktionellen Bedeutung dieser Apparate, denn eine solche müssen wir ihnen doch sicher zuschreiben, so sind hier wahrscheinlich mehrere Momente auseinander zu halten.

Die vielen Untersuchungen, die über den Bau der Blutgefässe vorliegen, haben alle eine hochgradige Anpassungsfähigkeit an die Art der Inanspruchnahme ergeben und diese spiegelt sich auch in unseren Befunden wieder.

Dort, wo wir bei den Fischen die primitivsten Verhältnisse erkannten, sahen wir weite Abzweigungsöffnungen. Diese gehörten Arterien an, die unter grossen Verästelungswinkeln aus den Stammgefässen abzweigen. Sie gehen, ohne scharf gegeneinander abgesetzt zu sein, und ohne Besonderheiten im Bau glattwandig ineinander über. Solche Stellen bieten dem Blutstrom keine erheblichen Widerstände. Sobald aber Haupt- und Nebengefäss schärfer gegeneinander abgesetzt sind, und sich also Kanten ausbilden, sind diese einer höheren Inanspruchnahme ausgesetzt. Hierauf reagiert das Wandmaterial offenbar mit stärkerer Gewebsproduktion; es entsteht die Verdickung der

Gefässwand an den Abzweigungsstellen. Ausser höherer Widerstandsfähigkeit erhalten hierdurch die Ränder der Abgangsöffnung eine gewisse Starrheit, die sie, auch bei sonst geringer Dicke der Arterienwand, klaffen lässt und daher dem Blut einen leichteren Abfluss in die Nebenbahnen gewährt.

In diesem letzteren Sinne ist auch die bevorzugte Ausbildung der in der Verlängerung des Blutstromes schräge abführenden Verzweigungen zu erklären, die dann weiter zu Trichterbildung führen kann. Diese müssen auf der Höhe ihrer Ausbildung bei den Amphibien ganz hervorragend wirksame Stromleiter darstellen. Durch die langen, convergenten Schenkel wird das Blut, wie durch zwei Dämme, über eine ganz schwach gekrümmte Neigungsfläche in die Abgangsöffnung hineingelenkt. Der membranöse Randsaum der Verästelungskante setzt dabei dem Inhalt des Hauptstammes einen möglichst geringen Widerstand entgegen.

Die scharfen Cristabildungen, die auf der Verästelungskante eines sich dichotomisch teilenden Gefässes aufgesetzt sind, wirken wie Strombrecher und lassen gleichfalls das Blut an sich entlang abfliessen, wobei sie diesen eine möglichst geringe Reibungsfläche bieten.

Soweit lassen sich die Befunde als hervorgerufen durch mechanische Beeinflussung ansehen.

Der höher entwickelten Gefässwand kommt dann aber bekanntlich noch eine eigene aktive Funktion zu: nämlich die der Regulierung der durchströmenden Blutmenge, wie sie in jedem Augenblick in den einzelnen Körperregionen nötig ist. Durch ihren Bau ist die Wandung dazu in höchstem Masse geeignet, indem sie sich stärker zusammenziehen und andererseits wieder erschlaffen kann und so ihre Lichtung verengert und erweitert. Die grossen Schwankungen in der Struktur der verschiedenen Abschnitte, selbst ein und derselben Körperarterie, lassen nun vermuten, dass hier einzelne Stellen ganz besonders als Organe

für die Regulation ausgebildet sind. Von diesem Gesichtspunkt aus sind wahrscheinlich z. B. die *circumsripten*, starken, mit ganz besonders gewaltiger Muskulaturausbildung versehenen Wandverdickungen, der Aorta abdominalis der Vögel aufzufassen, wie auch die der Abzweigungsstellen der Arteria coeliaca vieler Tiere. Letztere kann bei manchen die Aorta an Dicke um ein bedeutendes übertreffen.

Eine ähnliche Bedeutung möchte ich auch den höher differenzierten Randwülsten an den Verzweigungsstellen der Gefässe beimessen. Schon die Form allein legt uns eine derartige Vermutung nahe, wenn auch die Art ihrer Funktion durch eingehende feinere Untersuchungen, die sich z. B. auf die Anordnung der Muskelzellen etc. und vor allen auf die Art der Innervation erstrecken müssen, festzustellen ist. Sieht man nämlich die Randwülste in ihrer wechselnden Stellung zum Lumen des Haupt- und Nebengefässes, beobachtet man weiter, wie die feinen Gefäßöffnungen auf den Längswülsten in den Salamanderaorten fast verschlossen erscheinen und beim toten Tier erst durch ein Auseinanderziehen zu weiterem Klaffen gebracht werden können, so muss man zu dieser Ansicht gelangen.

Die grossen Lippenbildungen an den Verzweigungen der Arteria carotis externa der Frösche haben direkt den Charakter von Klappen angenommen. Da diese dem Blutstrom entgegen gerichtet sind, und sich, wie die Präparate zeigen, stellenweise fast berühren, müssen sie diesem einen erheblichen Widerstand entgegensetzen können. Es ist auch hier noch festzustellen, inwieweit sie ihre Stellung zueinander verändern können.

Diese Auffassung von der Bedeutung der Trichter- sowohl wie der Randwulst- und Lippenbildungen lässt auch ihre besonders hohe Entwicklung bei den niederen Wirbeltieren verständlich erscheinen. Schon der geringe Druck, unter dem das Blut hier steht, setzt möglichst günstige Abflussbedingungen voraus, wie sie die Trichter bilden. Ferner ist anzunehmen,

dass bei dünnwandigen Gefässen eine Beeinflussung der Blutbahn durch mechanische äussere Einflüsse, beispielsweise durch Kompression von seiten der Nachbarorgane bei den verschiedenen Stellungen, wie sie diese Tiere einnehmen, in viel höherem Masse möglich ist, als bei dickwandigen. Dass die Randsäume und Schenkel der Trichter unter Umständen gegen ein Collabieren der Gefässwand einen ganz respektablen Schutz bilden können, zeigte das Exemplar von *Molge vulgaris*, dem der Schwanz amputiert worden war. Hier klafften die Abgangsstellen, die Trichter besitzen, stets, während sonst die Aorta auf grosse Strecken hin zusammengefallen war.

Desgleichen kann man sich vorstellen, dass bei den niederen Wirbeltieren die gering ausgebildete Gefässwand allein zur Regulation des Blutstromes nicht ausreicht; diese wird daher durch besondere Organe, z. B. die Randwulst- und Lippenbildungen unterstützt.

Dieser Auffassung von der Funktion der beschriebenen Apparate an den Abzweigungsstellen von Arterien schliesst sich endlich auch sehr passend die interessante öfters gemachte Beobachtung an, dass in Gefässen, die mit Trichterbildungen abgehen, sich sehr häufig an den nächsten Verästelungsstellen Randwulst und Lippenbildungen finden. So scheint die, durch die Trichter in diese Arterien hineingeleitete, Blutmenge ihre feinere Dosierung dann durch die Randwulstbildungen zu erfahren.

Ob zwischen den beschriebenen Bildungen an den Verzweigungsstellen der Arterien und den bekannten arteriellen Klappenbildungen der Wirbeltiere irgend ein genetischer Zusammenhang besteht, ist zur Zeit noch nicht zu ersehen.

Am Schlusse dieser Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht, auch an dieser Stelle Herrn Geheimrat Professor Dr. Bonnet meinen aufrichtigsten Dank für die Unterstützung, die er mir bei der Beschaffung des Materials gewährt hat, sowie für das freundliche Interesse, das er meinen Studien entgegengebracht hat, auszusprechen. Desgleichen bin ich Herrn Dr. Spiecker für die Anfertigung einer grossen Anzahl von mikroskopischen Schnittserien, sowie Fräulein Zenneck, und Herrn Dr. Wiemers für die Anfertigung einer Reihe von Zeichnungen zu freundlichem Danke verpflichtet.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 17.

Fische, Amphibien.

Fig. 1—4 Strabel del. Fig. 5—6 Wiemers del.

Fig. 1. *Barbus vulgaris*. Abgangsstelle einer Nierenarterie aus der Aorta. Querschnitt bei 100facher Vergrößerung. Rund um die Arterie (a) ist die Aortenwand verdickt und wölbt sich etwas in die Lichtung vor. Auf der Kuppe dieses Wulstes sind die Endothelzellen mehrschichtig angeordnet. Nach oben zu verdünnt sich die Aortenwand; hier war sie mit einer Zwischenwirbelscheibe verwachsen.

Fig. 2. *Anguilla vulgaris*, Jungfisch. Vereinigungsstelle des zweiten Paares der Vasa branchialia efferentes (br) mit der Aorta dorsalis (ao) im Querschnitt. 160fache Vergrößerung. Man sieht die vorspringenden Ränder zwischen den Gefässen.

Fig. 3. *Anguilla vulgaris*, Jungfisch. Querschnitt durch die Aorta dorsalis mit Abgangsstelle eines parietalen Seitenastes bei 160facher Vergrößerung. Die Abgangsstelle ist von einem Randwulst umgeben, der diese etwas einengt.

Fig. 4. *Anguilla vulgaris*, altes Exemplar. Querschnitt durch die Aorta dorsalis mit Abgangsstelle eines parietalen Seitenastes bei 100facher Vergrößerung. Der Ast verläuft in gebogener Linie durch die Aortenwand. Es ist ein scharfer Randsaum ausgebildet; an seiner Spitze sind die Endothelzellen mehrschichtig angeordnet.

Megalobatrachus und Amblystoma.

Fig. 5a und b. *Megalobatrachus*. Abgangsstelle der Arteria subclavia, a in Ruhestellung, b nach den Seiten auseinandergezogen.

Fig. 6. *Megalobatrachus*. Abgang der Arteria gastro-mesenterica. Spitzwinkliger Trichter mit rundlichem, etwas verdicktem Randsaum.

Tafel 18.

Amphibien.

Fig. 7—10 Zenneck del. Fig. 11 Strabel del.

Fig. 7. *Megalobatrachus*. 4 Abgangsstellen von Urogenital-Arterien verschiedenen Kalibers, a ganz kleiner Zweig mit Randwulst der Verästelungskante entsprechend, b von niedrigem Randwulst umgebenes Divertikel, an dessen Grund zwei Zweige abgehen, c und d zwei Taschenbildungen, im Grunde der grösseren (c) geht ein stärkerer Ast ab; seine Wandung ist von den Seiten her zusammengedrückt und klappt erst, wenn man die Aorta stark auseinanderzieht. Bei d gehen in der Tasche 5 kleine Zweige getrennt ab.

Fig. 8. *Amblystoma*. Abgangsstellen von 2 Eingeweidearterien a und b aus der Aorta. 2 Trichter mit spitzbogen- und rundbogenförmiger Verästelungskante. Trichter a ragt ins Lumen der Aorta vor.

Fig. 10. *Salamandra*. Stück einer aufgeschnittenen Aorta mit den Abgangsstellen dreier grösserer Eingeweidearterien. Alle drei haben den Trichtertypus. Sie wölben sich nur wenig in die Lichtung der Aorta vor. Man sieht an der Verästelungskante den dickeren, an die Aortenwand grenzenden Abschnitt und den membranösen Randsaum. Die Trichterschinkel sind lang ausgezogen. Links zweigt eine kleine Urogenital-Arterie ab; ihre Abgangsöffnung liegt auf einem Längswulst; sie ist durch Auseinanderrecken der Aortenwand zum Klaffen gebracht.

Fig. 11 a, b, c, d. *Spelerpes ruber*. 4 Querschnitte durch eine grosse Trichterbildung in der Aorta bei 100facher Vergrösserung. Fig. 11 a zeigt die äussersten Ausläufer der Trichterschinkel (v) Fig. 11 b dieselben Schinkel (v), sie sind näher nach der Mitte zu gerückt, höher geworden und ins Innere des Trichters eingebogen; aus dem Trichter geht eine kleine mit Randwulst versehene Arterie ab. Fig. 11 c zeigt die beiden Schinkel (v) dicht vor ihrem Verschmelzen am Scheitelpunkt der Verästelungskante. Fig. 11 d Schnitt dicht unterhalb der Abzweigungsöffnung durch die beiden Gefässe; diese haben sich noch nicht getrennt.

Tafel 19.

Amphibien.

Fig. 12 und 16 Zenneck del. Fig. 13—15 Wiemers del.

Fig. 12 a und b. *Salamandra*. Abgangsstelle eines kleinen Astes auf einem Längsgriff mit ganz feiner schlitzförmiger Öffnung. Auf Schnitt 12 b ist die Aorta in die Quere gezogen; das Längsgriff klappt mit 2 Schenkeln auseinander. Der laterale wird von der Gefässöffnung durchsetzt.

Fig. 13. *Rana temporaria*. Vereinigungsstelle der Aorta dextra und sinistra zur Aorta abdominalis und Abgangsstelle der Arteria intestinalis communis. Aorta sinistra und Arteria intestinalis von ventraler Seite aufgeschnitten. Die von oben kommende Aorta sin. setzt sich bogenförmig in die A. intest. fort; grosse Kommunikationsöffnung mit der Aorta abdom.

Fig. 14. *Rana temporaria*. Dieselbe Stelle. Aorta dextra und abdom. von der Dorsalseite eröffnet; zeigt Kommunikationsöffnung der Aorta sin. von unten her.

Fig. 15. *Rana temporaria*. Dieselbe Stelle. Aorta sin. und abdom. von der Dorsalseite her aufgeschnitten. Die Aorta sin. scheint sich ohne weiteres in die Aorta abdom. fortzusetzen. Die obere Öffnung führt in die A. intestin., die dicht danebenliegende ist die Einmündungsstelle der Aorta dextra.

Fig. 16. *Rana temporaria*. Aorta abdom. mit zwei Urogenital-Arterien mit Trichterbildungen. Deutlich ausgebildete Neigungskanten. Die Verästelungskante des linken Gefäßes trägt einen membranösen Randsaum. Die des rechten einen ebensolchen, aber geteilten, der wie zwei Gardinen über die Abgangsöffnung hängt.

Tafel 20.

Amphibien.

Fig. 17 und 22 Strabel del. Fig. 18—21 Zenneck del.

Fig. 17. *Rana temporaria*. Längsschnitt durch die Mitte eines Trichters am Abgang einer A. urogenitalis. Membranöser Randsaum deutlich vom übrigen Teil der Verästelungskante abgesetzt.

Fig. 18. *Rana temporaria*. Kleine A. urogenitalis mit besonders stark in die Aorta vorspringendem Trichter.

Fig. 19. *Rana temporaria*. Taschenbildung über der ovalen Abgangsstelle einer Urogenital-Arterie; die Tasche erhebt sich zeltdachartig ins Lumen der Aorta.

Fig. 20. *Rana temporaria*. Schräger Abgang eines Aortenzweiges. Der Rand der Abzweigungsöffnung ragt in die Lichtung der Aorta hinein; er ist an dem der Verästelungskante entsprechenden Teil am höchsten und rundum nach aussen umgeklappt.

Fig. 21. *Rana temporaria*. 2 Abgangsstellen kleiner Urogenital-äste mit niedrigem Randwulst.

Fig. 22. *Rana temporaria*. Querschnitt durch eine ähnliche, nur etwas mehr ovale Abgangsstelle bei 100facher Vergrößerung. Die freien Enden des Randwulstes berühren sich fast über der Öffnung.

Tafel 21.

Amphibien, Reptilien.

Fig. 23—25 Wiemers del. Fig. 26—28 Strabel del. Fig. 29 und 30 Dragendorff del.

Fig. 25. *Rana esculenta*. Grosse Lippenbildungen an der Abgangsöffnung des Ramus musculo-glandularis aus der Arteria carotis externa; die Lippen sind stellenweise bis fast zur Berührung genähert; ihr Rand ist nach aussen umgeschlagen.

Fig. 26. *Rana esculenta*. Querschnitt durch den mittleren Teil derselben Abzweigungsöffnung bei 100facher Vergrößerung. Die Lippen ragen weit in den unteren, der Carotis entsprechenden Teil hinein.

Fig. 23 und 24. *Rana temporaria*. Teilungsstelle der Aorta in die beiden Arteriae iliacae communes. Man sieht die gut ausgeprägte Crista ins Lumen der Aorta hineinragen. Sie sitzt hufeisenförmig der Verästelungskante auf, ist in der Mitte am höchsten und verläuft sich an der ventralen und dorsalen Begrenzung der Aorta cranialwärts allmählich.

Fig. 28. Bombinator. Querschnitt durch dieselbe Stelle bei 100 facher Vergrößerung. Die beiden Schenkel der Crista ragen als hohe Wülste in die Lichtung der Aorta hinein.

Fig. 27. Bombinator. Querschnitt durch die Abgangsstelle der Arteria subclavia (s) aus der Aorta (ao) bei 100 facher Vergrößerung. Ein hoher Randwulst trennt die Arterie von der Aorta.

Fig. 29. Alligator mississippiensis. Schlitzförmiger Abgang eines Seitenastes der Aorta.

Fig. 30. Alligator mississippiensis. Einmündungsöffnung der Anastomose zwischen Aorta sinistra und dextra.

Tafel 22.

Reptilien, Vögel, Säugetiere.

Fig. 31—33 Dragendorff del. Fig. 34 Delfosse del.

Fig. 31. Alligator mississippiensis. Abgangsstelle der Arteriae iliacae communes aus der Aorta von der Dorsalseite her. Die Arteriae iliacae communes gehen von der ventralen Seite ab.

Fig. 32. Alligator mississippiensis. Dieselbe Stelle von der Dorsalseite her aufgeschnitten; Fortsetzung der Aorta in die A. caudalis. Eine grosse Trichteröffnung führt in den gemeinsamen Abgang der Arteriae iliacae communes. Links und rechts werden die Schenkel des Trichters von 2 kleinen spaltförmigen Gefäßöffnungen durchbohrt. Die linke ist durch Auseinanderziehen zum Klaffen gebracht.

Fig. 33. *Astur palumbarius*. Abgangsstelle der Arteria coeliaca aus der Aorta; einer der seltenen Fälle, wo eine Trichteröffnung beim Vogel beobachtet wurde. Rechts davon zweigt eine kleinere Arterie ab; sie zeigt das für die Vögel typische Verhalten: eine einfache, ovale, quergestellte Öffnung mit rundlichen Rändern.

Fig. 34. *Talpa europaea*. Aorta abdominalis mit den Abgangsstellen von 4 Seitenästen. Trichterbildungen mit rundbogenförmigen, etwas ins Aortenlumen vorgewölbten Randsäumen, deren Enden sich einander nähern.

Tafel 23.

Säugetiere.

Fig. 35—38 Delfosse del.

Fig. 35. *Bos taurus*. Stück der Aorta mit Abgangsstellen dreier Intercoalararterien. Die obere hat einen Umriss von ovaler Form; man kann aber eine stumpfwinklige Neigungskante und eine etwa rechtwinklige Veräste-

lungskante unterscheiden. Die beiden unteren Abgangsstellen haben hufeisenförmige Umrisse. Die Verästelungskante bildet einen Winkel von etwas weniger als 90°, hängt also ein wenig über den Eingang ins Seitengefäß über. Von oben her führt eine Neigungsfläche allmählich in die Gefäßöffnung hinein. Man sieht, wie der Anfangsteil der Seitenäste von den Seiten her stark komprimiert — wie abgebunden — ist, so dass nur ein enges Lumen durch ihn hindurch führt.

Fig. 36. *Canis familiaris*. Aorta abdominalis mit Abgangsstellen der Aa. coeliaca, mesenterica sup. u. renales etc. In alle Abzweigungsöffnungen führen Neigungsflächen hinein; die Verästelungskante ist scharf ausgeprägt und besitzt einen rund- oder spitzbogenförmige Contur. Die Anfangsteile der Gefäße sind von den Seiten her stellenweise etwas komprimiert, so dass in der Mitte der Neigungsfläche eine Furche entsteht.

Fig. 37. *Hapale penicillata*. Aorta und ihre Teilung in die Aa. iliaca communes, aufgeschnitten. Abgangsstellen der letzten Lumbalarterien und der A. caudalis. Die Lumbalarterien besitzen Abgangsöffnungen mit ovalem längsgestelltem Umriss. Die Neigungskante ist deutlich ausgebildet. Die A. caudalis ist gegen die A. iliaca durch einen scharfen, parabolisch gekrümmten Randsaum abgesetzt.

Fig. 38. *Homo*. Aorta und Abgangsstellen von 4 Intercostalarterien. Man beachte die dreieckige Form, stumpfwinkelige Neigungs- und spitzwinklige Verästelungskante. Der Anfangsteil der Gefäße ist gegen die Neigungsfläche scharf abgesetzt und von den Seiten her komprimiert.

MBL/WHOI LIBRARY



WH 1BAH 2

